





STUDIER

ÖFVER

MEKANISK NERVRETNING

AF

ROBERT TIGERSTEDT,

MEDICINE KANDIDAT.

Med sex planscher.

Framställas med tillstånd af medicinska fakulteten till offentlig granskning i juridiska lärosalen den 5 maj 1880, kl. 10 f. m.

HELSINGFORS,

J. C. FRENCKELL & SON, 1880.

STUDIEN

ÜBER

MECHANISCHE NERVENREIZUNG

VON

ROBERT TIGERSTEDT.

ERSTE ABTHEILUNG.

HELSINGFORS.
DRUCKEREI DER FINNISCHEN LITTERATUR-GESELLSCHAFT.
1880.

HERRN

Dr. GUSTAF RETZIUS

PROFESSOR AM CAROLINISCHEN INSTITUT IN STOCKHOLM

AUS FREUNDSCHAFT UND DANKBARKEIT

GEWIDMET.



Vorwort.

Die Untersuchungen, die in der vorliegenden Arbeit den Lesern theilgegeben werden, sind im Frühjahr und Herbst des Jahres 1879 im physiologischen Laboratorium der hiesigen Universität ausgeführt; zu den Experimenten wurden nur grosse aus Berlin bezogene Frösche verwandt. Für das wohlwollende Entgegenkommen, mit welchem der Vorsteher des Laboratoriums, Professor Dr. K. Hällstén nicht allein den nöthigen Platz mir dort eingeräumt, sondern auch aus den Fonds des Laboratoriums die Kosten der ziemlich theuren, bei meinen Untersuchungen angewandten Apparate bestritten, erlaube ich mir ihm meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Helsingfors im Februar 1880.

R. T.



Erklärung der gebrauchten Abkürzungen.

In der ganzen Abhandlung bezeichnet:

E	die Entfernung der gereizten Stelle von der Muskel in Centimeter;
H	die Fallhöhe des Gewichts in Millimeter;
L	die Länge des Nervs in Centimeter;
LK	die lebendige Kraft des Reizes in Milligrammillimeter;
MA	die Muskelarbeit in Milligrammillimeter;
Z	die wirkliche Höhe der Muskelzuckung in Millimeter (die Hälfte des Strichs auf der Myographion-Scheibe);
T	Temperatur des Zimmers nach der Scala von Celsius;
V	die Schwere des fallenden Gewichts in Gramm;
W	die Belastung des Muskels in Gramm.

Die Nummern der Versuche beziehen sich auf meine Versuchsprotokolle. Die Versuche sind ausgeführt: I—XX zu Ende Mai und Anfang Juni, XXI—XXXVIII am 23—27. September, die Versuche 1—50 am 30. September — 13. October und die Versuche *b* 1—72 am 14. October — 21. November des Jahres 1879.



Studien über mechanische Nervenreizung.

Einleitung.

Die Forscher, welche bisher mit der Nerven- und Muskel-Irritabilität gearbeitet haben, haben sich fast ausschliesslich der Electricität, oder, genauer ausgedrückt, der electrischen Ströme als Reiz bedient, wogegen chemische, thermische und mechanische, um nicht von anderen Arten electrischer Reize zu sprechen, nur ausnahmsweise zur Verwendung kamen.

Es scheint indessen deutlich zu sein, dass man, um in die Lösung des von der allgemeinen Nerven- und Muskel-Physiologie behandelten Problems tiefer eindringen zu können, und um die Natur und Beschaffenheit der Prozesse, deren nächsten Grund wir mit der Benennung Irritabilität bezeichnen, näher kennen zu lernen, das Verhältniss der irritablen Gewebe, namentlich der Nerven und Muskeln, zu den übrigen Arten von Reizen im Detail studiren muss.

In mannigfacher Weise sind die electrischen Reize für nervenphysiologische Untersuchungen speciell geeignet. Sie lassen sich innerhalb eines weiten Umfanges modificiren, können, wie oft es auch sei, wiederholt werden und sind auf die zur Untersuchung bestimmten Organe leicht zu appliciren, wirken ausserdem weniger als irgend ein anderer uns zur Verfügung stehender Reiz zerstörend auf die irritablen Organe selbst.

Dessen ungeachtet sind alle electrischen Reize mit verschiedenen Ungelegenheiten verknüpft, die es nicht allein wünschenswerth, sondern auch nothwendig machen, andere Reize zu benutzen, sowohl um die durch die electrischen Reize gewonnenen Resultate zu controlliren, als auch um in die Deutung der Erscheinungen weiter einzudringen. Die wichtigsten der von den Forschern auf diesem Gebiet vielfach hervorgehobenen Schwierigkeiten sind folgende.

„Der electrische Reiz ist nicht durch eine Stromdichte, sondern durch einen Differentialquotienten derselben auszudrücken, dessen Werth, selbst wenn die Curve der Stromesschwankung genau bekannt wäre, beständig wechselt, ausser wenn diese Curve geradlinig ist. Man macht hier gewöhnlich die stillschweigende Annahme, dass der vorzugsweise erregend wirkende, steilste Theil der Curve in seiner Neigung nur abhängt von den Ordinatenwerthen, zwischen

denen, in constant bleibender Zeit, die Schwankung stattfindet, so dass also z. B. bei uniformen Schliessungen oder uniform hervorgebrachter Inductionsströmen die Steilheit der Stromstärke, resp. der Stärke des inducirenden Stroms, einfach proportional ist".[1])

Ferner üben die electrischen Reize auf die irritablen Gewebe eine bestimmte chemische Wirkung aus, deren Stärke und Bedeutung bisher ganz unbekannt sind, obgleich sie vielleicht von nicht geringer Bedeutung bei verschiedenen Erscheinungen sein können.[2]) In dem Leitungsvermögen der Gewebe für Electricität können während eines und desselben Experiments Veränderungen in Folge von Austrocknung etc. entstehen oder durch Zufälligkeiten, wie verschiedene Dicke des Nervs, durch das Liegen kleiner Nervenzweige auf den Electroden u. s. w. erzeugt werden. Auch können Stromverzweigungen sich auf andere Theile des Nervs oder auf ganz andere Nerven, als die man augenblicklich reizen will, verbreiten; ferner können unipolare Wirkungen das Resultat verwirren oder es unsicher machen. Hierzu kommt noch schliesslich die Unmöglichkeit, die Intensität des Reizes mit derjenigen der dadurch erzeugten Arbeit zu vergleichen und die Stärke des Reizes durch absolute Maasse auszudrücken, sowie die durch die Inconstanz der galvanischen Elemente herbeigeführten Ungelegenheiten, in Folge deren unter anderem eine unmittelbare Vergleichung der Arbeiten verschiedener Forscher oft mit nicht unbedeutenden Schwierigkeiten verknüpft ist.

Von sonstigen Reizen eignen sich die mechanischen vor allen anderen zur Anwendung bei nervenphysiologischen Untersuchungen. Wir kennen vorläufig keine Methode, die uns gestatten würde, die chemischen oder thermischen Reize in Bezug auf ihre Stärke zu modificiren; ja wir können, ohne zu übertreiben, gestehen, dass wir überhaupt gar nicht im Stande sind, diese Reize zu beherrschen, denn die durch dieselben hervorgerufenen Erscheinungen sind der Art, dass sie vor der weit fortgeschrittenen wissenschaftlichen Kritik der Gegenwart nicht mehr bestehen können. Um Missverständnisse zu vermeiden, will ich ausdrücklich erwähnen, dass diese meine Aeusserung sich nur auf die Bedeutung der genannten Einwirkungen als *Reize* bezieht. Dagegen bin ich vollkommen überzeugt, dass gerade die Wärme ohne besondere Schwierigkeit in grösserem Maasstabe, als bisher geschehen ist, sich wissenschaftlich verwenden liesse, um die Irritabilität zu modificiren.

---

[1]) S. Hermann, Handbuch der Physiologie II. 1., S. 106, 1879.

[2]) Vgl. Ranke's Untersuchungen über die örtliche Ausbreitung der sauren Reaction der Nerven nach electrischem Tetanus. Ranke, die Lebensbedingungen der Nerven. S. 9. 1868.

Betreffs der chemischen Reize hat HERING der Frage eine ganz neue Wendung gegeben, indem er gezeigt, dass wenigstens bei directer Muskelreizung diese Irritamente hauptsächlich dadurch wirken, dass sie eine Nebenschliessung des eigenen Stromes des Muskels ausmachen.[1]) So interessant diese Resultate aber auch sind, so bilden sie jedoch keinen Fortschritt in Bezug auf die Verwendung chemischer Irritamente; sie scheinen im Gegentheil darzulegen, dass man nicht einmal hoffen kann, durch sie zu neuen Resultaten zu gelangen.

Bleiben also die mechanischen Reize übrig. Diese scheinen schon im Voraus sich für nervenphysiologische Untersuchungen besonders zu eignen. Die durch sie erregten Prozesse in der Nervensubstanz sind wahrscheinlich viel einfacher als bei anderen Irritamenten. Die mechanischen Irritamente erzeugen nicht durch ihre eigene Natur irgend welche chemische Prozesse in der Nervensubstanz; sie treffen blos eine bestimmte Stelle des Nervs und man läuft nie Gefahr, das Resultat dadurch zu trüben, dass andere Nervenbahnen zu gleicher Zeit in Thätigkeit versetzt werden; schliesslich müssen sie sich ziemlich exact in demselben absoluten Maass, mit welchem auch die Muskelzuckung gemessen wird, bestimmen lassen. Dass die Nerven auch eine verlängerte mechanische Einwirkung auszuhalten im Stande sind, haben vor bereits mehr als 20 Jahren die Versuche HEIDENHAINS zur vollen Evidenz bewiesen.

Auf Grund jener Betrachtungen ist diese Untersuchung unternommen worden. Sie hatte hauptsächlich zum Zweck die Anwendbarkeit der mechanischen Reize in grösserem Maassstabe bei nervenphysiologischen Untersuchungen darzulegen. Die im Anschluss zu der Methode selbst hier mitgetheilten Experimentaluntersuchungen beweisen, meinem Dafürhalten nach, die Zweckmässigkeit der Methode. Die vom Klima abhängende Schwierigkeit die nöthige Anzahl Versuchsthiere anzuschaffen und in geeigneter Weise aufzubewahren, trägt die Schuld, dass ich bei meinen Arbeiten keine anderen Fragen als die bei einer ähnlichen Untersuchung sich zuerst darbietenden habe eingehend behandeln können, nämlich die Ausdauer des Nervs, die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität des mechanischen Reizes, und die Irritabilität eines und desselben Nervs an verschiedenen Stellen. Ich habe indessen ausser diesen Versuchsserien einige orientirende Experimente gemacht, durch welche ich zu der Ueber-

---

[1]) HERING im Wiener Sitzungsberichte, Math.-Naturw. Classe LXXIX. 3. Abth. Jän. 1879. Sep. Abdr.

zeugung gelangt bin, dass man eben so gut mit mechanischen, wie mit electrischen Reizen andere Fragen innerhalb des Gebiets der Nervenphysiologie zu studiren im Stande ist.

Erstes Kapitel.

Geschichte.

Dass ein jeder mechanischer Reiz, von einer gelinden Berührung bis zur vollständigen Zermalmung des Nervs, eine Zuckung in dem Muskel hervorbringt, ist wahrscheinlich bekannt gewesen, seitdem man behufs Reizungsversuche Nerven frischgetödteter Thiere herauspräparirt hat. Die Erscheinungen einer einfachen mechanischen Reizung findet man kurz und vollständig beschrieben schon bei Haller, der dieselben als von Alters her bekannt erwähnt; als Mittel den Nerv zu reizen, bediente er sich theils der Berührung mit dem Scalpelle, theils des Abschneidens oder der Unterbindung des Nervs.[1])

Zu wichtigen Resultaten gelangte Fontana bei mechanischer Reizung. Er zeigte, dass, während ein Durchschneiden, Zermalmen, Ziehen und Aehnliches reizt, eine allmählich gesteigerte Compression dagegen nicht reizt, sondern die getroffene Stelle für einen Reiz, der den Nerv oberhalb trifft, blos undurchdringlich macht. Zugleich fand er, dass man mit einem recht scharfen Messer den Nerv durchschneiden könne, ohne dass eine Zuckung erfolge, sobald solches nur schnell genug geschehe.[2])

Durch die Entdeckung der galvanischen Electricität ward in die Hand der Forscher ein Reizmittel gelegt, welches ihre Aufmerksamkeit in so hohem Grade erregte, dass man alle andere aufgab und somit die Wirkungen der mechanischen Reize nicht weiter studirte.

Einige während dieser Zeit gemachte, hierher gehörende Beobachtungen brauchen hier nicht näher berührt zu werden, weil sie nur zufällige waren und die Ausbildung einer wissenschaftlichen Methode nicht im Geringsten bezweckten. Erst im J. 1847 nahm Du Bois-Reymond dieselben bei seinen Untersuchungen über die thierische Electricität wiederum auf. Um zu beweisen, dass das Rückschwingen der Multiplicatornadel bei einem auf electrischem Wege in den Muskeln hervorgebrachten Tetanus nicht von Stromschlingen, die aus dem ir-

---

[1]) Haller, Elementa physiologiæ corporis humani. Th. IV, S. 195, 458. 1766.

[2]) Fontana, Beobachtungen und Versuche über die Natur der thierischen Körper. Uebers. von Hebenstreit. S. 141. 1785. (Citirt nach Hermann, Handbuch d. Phys. II, 1 S. 95, 1879.)

ritirenden Strome in die Leitung zum Multiplicator hineinbrachen, herrührte, war es nöthig zu zeigen, dass dieselbe negative Fluctuation gleichfalls auftrat, sobald der Muskel vermittelst anderer als electrischer Reize zum Tetanus gebracht wurde. Zu diesem Zweck reizte er auf mechanischem Wege die Nerven theils direct, theils vom Rückenmark aus. Er breitete den Nerv auf eine vermittelst einer Klammer in wagerechter Stellung befestigten dicken Glastafel aus. Die letztere diente als Unterlage, gegen welche der Nerv lag, während derselbe von seinem centralen Endpunkt bis zum periferischen mit dem Schaft eines Scalpelmessers zerhackt wurde. Damit der Muskel in Folge der starken Adhäsion des Nervs an das zerhackende Werkzeug nicht von den Electroden loskomme, ward an der dem Muskel zugewandten Seite der Glastafel ein kleines Stück Kork befestigt, an welchem der Nerv vermittelst in das umgebende Bindegewebe eingesteckter Insectennadeln festgemacht wurde, wodurch eine Verschiebung der ausserhalb dieser Nadeln liegenden Theile des Nervs sowie auch des Muskels selbst vorgebeugt wurde. Damit ein einigermaassen ordentlicher Tetanus entstehen sollte, war es nöthig die Hiebe so schnell als möglich auf einander folgen zu lassen. Indessen wurde dieser Tetanus im Vergleich mit dem electrischen unbedeutend und in Folge dessen auch die hiebei beobachtete negative Fluctuation nur höchst gering. Der Verf. sagt auch selbst, dass diese Methode bloss dürftige Resultate ergab. Von dem Rückenmark aus wurde mechanischer Tetanus hervorgebracht, indem man, nachdem das Präparat — bestehend aus M. gastrocnemius, dem Nerv und dem Rückenmark — ebenso wie bei dem früheren Versuch aufgestellt und das Rückgrat mit Fäden an die Glastafel festgebunden worden, entweder einen Metalldraht langsam mit drehenden und bohrenden Bewegungen in das Rückenmark einführte oder auch den ganzen Rückenmarkkanal im Medianplan vermittelst einer Scheere von oben nach unten zerschnitt. Die Zusammenziehung soll unverhältnissmässig stärker als bei directer Reizung des Nervs, jedoch viel schwächer als bei electrischer Reizung gewesen sein.[1])

Eine in gewissem Maasse bessere Methode als die vorbenannte für directe mechanische Reizung wird von demselben Verf. in seiner Arbeit weiterhin beschrieben. Diese Methode wandte er beim Studium der negativen Fluctuation der Nerven behufs directer mechanischer Tetanisirung einzelner Nervenstrecken an. Statt des Scalpelschaftes benutzte er ein um seine Achse bewegliches Zahnrad, der Hauptsache nach ähnlich demjenigen, das unter verschiedenen

[1]) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität. II. 1, S. 52—54. 1849.

Benennungen von mehreren Handwerkern benutzt wird. Dieses Rad hatte einen Durchmesser von 6 Mm. und 18 Zähne, so dass auf jedes Millimeter eine Nervenzermalmung kam. Als Unterlage diente eine Scheibe aus Kork, an welcher das eine Ende des Nervs mit Insectennadeln befestigt war. Um nicht Grund zu geben zu der Annahme, dass der Tetanus durch einen aus dem Nerv und den Zähnen des Rades gebildeten galvanischen Stapel entstehe, war das Rad mit Firniss stark überzogen. Sobald das Rad längs dem Nerv hingeführt wurde, ward eine kräftige und anhaltende Contraction des Muskels hervorgerufen und bei einem einzelnen Nerv ohne Muskel eine unzweideutige negative Fluctuation. Der Nerv selbst hatte nach beendigtem Experiment das Aussehen eines Bandes aus blassen Bernsteinperlen.[1])

Du Bois-Reymond's Methode, so vortrefflich sie auch für ihren Zweck ist, leidet jedoch an zwei allzu grossen Fehlern, als dass man sie für befriedigend erachten könnte. Der eine, die Unmöglichkeit, die Grösse der Kraft des Irritaments zu bestimmen und dieselbe zu modificiren, kommt hierbei nicht soviel in Betracht, weil es ja hier sich nicht um eine einzelne mechanische Reizung, sondern um Tetanus handelt. Der andere macht die Methode fast unmöglich; der Fehler besteht darin, dass der benutzte Nerv in recht kurzer Zeit zerstört und zu ferneren Versuchen unverwendbar wird, wobei ausserdem nur gewisse Theile des Nervs in Anspruch genommen werden, da die Zähne ja blos einmal auf jeden Millimeter den Nerv treffen; zwischen diesen Punkten liegen andere, die nicht angewandt werden und die Summe der nicht angewandten Punkte ist doch grösser als die Summe derjenigen, wo eine Reizung thatsächlich stattgefunden hat.

Aus diesen Gründen und weil eine Methode für das Hervorbringen eines mechanischen Tetanus ihm von Wichtigkeit für die Wissenschaft erschien, unternahm R. Heidenhain einige Jahre später eine ähnliche Methode auszubilden, welche die zwei Hauptfehler der Du Bois-Reymond'schen vermeiden sollte. Laut den bis dahin allgemein herrschenden Ansichten sollte eine mechanische Einwirkung nur in dem Falle auf den Nerv erregend wirken, dass er hierbei örtlich zerstört würde.[2]) Heidenhain hielt es jedoch nicht für ganz unannehmbar, dass die bei der Reizung im Nerv hervorgerufene Molecularbewegung zuwegegebracht werden könne auch durch eine mechanische Einwirkung, die nicht genügend stark sei, um den Nerv an der vom Reiz getroffenen

---

[1]) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität, II, 1. S. 517, 518. Abbildung des Apparats ib. Taf. IV, Fig. 131. 1849.

[2]) R. Heidenhain, Physiologische Studien, S. 132. 1856.

Stelle gleich zu zerstören. Der Ausgang bestätigte die Richtigkeit dieser Voraussetzung. Einen wirklichen Tetanus erhielt der genannte Forscher, als er eine Pincette in starke Schwingungen versetzte und sie an den Nerv hielt. Hierbei war jede Möglichkeit einer electrischen Einwirkung beseitigt, indem die Pincette mit Spitzen aus Elfenbein versehen war. Der Muskel gerieth bei diesen Versuchen in wiederholte Contractionen, die so schnell auf einander folgten, dass die Bewegungen wirklich den Charakter eines Tetanus annahmen. Dieses Resultat ermunterte Heidenhain weiter zu gehen und nach einigen vorbereitenden Versuchen construirte er einen besonderen Apparat zum Hervorbringen von Tetanus beim Reizen motorischer Nerven. Der Apparat besteht aus einem etwas modificirten Halske'schen Stromunterbrecher. Heidenhain verlängerte weiter nach vorn den Arm, welcher in dem genannten Apparat den Anker trägt, und befestigte an dem freien Ende desselben einen 5 Mm. langen und 1,5 Mm. breiten Hammer aus Elfenbein. Jedesmal, sobald der Anker gegen den Electromagnet gezogen und nachher losgelassen wird, macht der Hammer eine entsprechende Bewegung; diese Bewegungen folgen so dicht auf einander, dass durch dieselben ein wirklicher Tetanus entsteht.

Zum Apparat gehört ein besonderer Tisch, auf welchem der Nerv, der dieser Behandlung unterworfen werden soll, zu liegen kommt. Die obere Fläche des Tischs ist mit einer Platte aus Elfenbein belegt, auf welcher der Nerv querüber liegt. Am Tisch ist eine Rolle mit eingeschnittener Rinne so befestigt, dass die Elfenbeinplatte die Rinne tangirt. Bei Versuchen befestigt man das eine Ende des Nervs vermittelst einer Insectennadel an einer in dieser Rolle fixirten kleinen Scheibe aus Kork; durch Umdrehen der Rolle kann man an einer jeden beliebigen Stelle des Nervs denselben reizen und die eine Stelle nach der andern der tetanisirenden Einwirkung des Hammers nach und nach aussetzen. Hat man alle Vorbereitungen zur Anstellung des Experiments gemacht, so lässt man den Apparat zu functioniren beginnen und hebt den Tisch vermittelst einer Mikrometerschraube, bis die Schläge des Hammers den Nerv treffen. Der hierbei entstehende Tetanus wird vom Verf. als gleich stark geschildert wie ein electrischer Tetanus mit vollkommen ruhiger, continuirlicher Streckung des Fussgliedes und der Zehen, eine vollständig gleichförmige tonische Contraction des Wadenmuskels. Unterbricht man den Strom, so wird der Schenkel sofort wieder in Ruhe versetzt und geht in Tetanus über, sobald man denselben von neuem schliesst. Dieser Tetanus hält in voller Stärke ungefähr zwei Minuten hindurch an und nimmt dann nach und nach wieder ab. Ist eine Stelle zermalmt worden, so dreht man das Rad und lässt eine andere

Stelle des Nervs unter den Hammer kommen; hiemit fährt man fort, bis der ganze Nerv zerstört ist, was nach Aussage des Verf. recht lange dauert.[1])

Heidenhain war der Ansicht, dass man diesen Apparat leicht zu allen möglichen Untersuchungen, auch zu Vivisectionen benutzen könnte. Es dauerte jedoch nicht lange, bevor er fand, dass das Instrument in seiner ursprünglichen Form nur zu dem nächsten Zweck, motorischen Tetanus bei Froschnerven hervorzurufen, angewandt werden könne, und dass es zu sonstigen Zwecken nicht geeignet war; so z. B. konnte man es den unpolarisirbaren Electroden des Multiplicators nicht genug nahe bringen, um an mechanisch tetanisirten Nerven die negative Fluctuation studiren zu können.[2]) Du Bois-Reymond unternahm daher[3]) einige Modificationen an dem Heidenhain'schen Apparat und soll auch demselben eine zweckmässigere Form gegeben haben. Mit diesem modificirten Apparat soll er die negative Fluctuation bei mechanischer Nervenreizung von neuem geprüft und dabei seine früher gewonnenen Resultate in ausgezeichneter Weise bestätigt gefunden haben. Wo aber, oder ob diese Untersuchung überhaupt veröffentlicht worden ist, kann ich nicht sagen und habe sie auch nirgends citirt gesehen. Es scheint mithin, als ob Du Bois-Reymond in der That nichts darüber publicirt hätte.

Gleichzeitig construirte Heidenhain selbst einen neuen Tetanomotor mit specieller Berücksichtigung der Vivisectionen, bei denen er es für besonders wichtig erachtete, eine Methode für mechanische Reizung zur Verfügung zu haben, sobald es galt das functionelle Verbreitungsgebiet der Nerven zu bestimmen, zu welchem Zweck auch der von Du Bois-Reymond verbesserte ursprüngliche Apparat, seinem Dafürhalten nach, sich nicht recht gut eignete.

Seinen neuen Tetanomotor construirte Heidenhain nach einem neuen Princip; statt der Electricität als Triebkraft benutzte er nun ein Zahnrad. Der Apparat besteht aus einem innerhalb eines Gehäuses von 100 Mm. Länge, 20 Mm. Breite und 10 Mm. Höhe eingeschlossenen System von Rädern, deren grösstes mit einem Radius von 30 Mm. an seiner Peripherie 50 Zähne hat, das durch ein Zahnrad mit 5 Zähnen ein kleineres Rad mit 20 Zähnen treibt. Jedesmal also, wenn das grosse Rad vermittelst einer Kurbel einmal gedreht wird, macht das kleine Rad zehn Umdrehungen. Letzteres treibt wiederum einen an der vorderen Wand des Apparats in senkrechter Richtung beweglichen Stempel, vermittelst eines an der inneren Seite desselben angebrachten

[1]) R. Heidenhain, Physiologische Studien. S. 129—143. 1856.
[2]) R. Heidenhain, Moleschotts Untersuchungen, IV, S. 125. 1858.
[3]) R. Heidenhain, ib. S. 125.

Stifts, der in die Zähne dieses Rades eingreift. Bei jeder Umdrehung des letzteren Rades hebt und senkt es den Stempel 20 Mal; der Stempel wird folglich bei jeder Umdrehung des grossen Rades 200 Mal gehoben und gesenkt.

Am unteren Ende ist der abgerundete Elfenbeinstempel 6 Mm. breit. Durch denselben wird auf den Nerv ein mechanischer Reiz ausgeübt. Der Nerv selbst ist durch zwei Löcher in eine Rinne aus Elfenbein gezogen, deren vorderer Rand in eine lange Messingplatte ausläuft, die vermittelst einer Mikrometerschraube in der Richtung des Stempels gehoben und gesenkt werden kann, wodurch auch die elfenbeinerne Rinne und der Nerv dem Stempel genähert oder von demselben entfernt werden können. Gerade in dieser Rinne bewegt sich der Stempel, sobald der Apparat im Gange ist. Bei einem jeden Versuch wird der Nerv durchgeschnitten und mit einem feinen Faden umbunden, der ganz ebenso wie bei einer Nähnadel durch die Löcher in den Rändern der Rinne gezogen wird, bis der Nerv nachfolgt und somit der Wirkung des Stempels ausgesetzt ist. Bei Benutzung des Instruments hält man es in der einen Hand an einem daran befestigten Griff, während man mit der anderen das Rad dreht und den Apparat in Gang setzt.[1])

Beide von Heidenhain dem mechanischen Tetanomotor gegebenen Formen sind mit nicht geringen Mängeln behaftet. Die Schwierigkeit mit dem ersten Tetanomotor zu arbeiten wäre zwar zum Theil durch die Du Bois-Reymond'sche Modification desselben, wenigstens für gewisse Untersuchungen, beseitigt, und der zweite Tetanomotor lässt sich freilich ziemlich leicht überall aufstellen. Dennoch leiden beide an verschiedenen Fehlern, in Folge deren die geringe Verwendung, die der Apparat in der Wissenschaft gefunden hat, sich leicht erklären lässt, im Widerspruch zu den grossen Erwartungen, die Heidenhain an seinen zweiten Tetanomotor knüpft;[2]) wenigstens habe ich in der physiologischen Literatur keine Untersuchung gefunden, bei welcher der Apparat Verwendung gefunden hätte. Sogar in den die mechanische Nervenreizung behandelnden neuesten Forschungen, Bernstein's Untersuchungen der Ermüdung der Nerven nach Tetanus (1877), zu welchen ich gleich kommen werde, wird die alte Methode, Klopfen mit dem Messerrücken, dieser vorgezogen. Die Ursache muss, was den späteren Heidenhain'schen Tetanomotor anbetrifft, in einem Umstande gesucht werden, dessen Heidenhain selbst in seiner Originalabhand-

---

[1]) R. Heidenhain, ib., S. 124—133. 1858.

[2]) R. Heidenhain, ib., S. 133.

lung erwähnt, nämlich die grossen Schwierigkeiten, auf die man stösst, sobald man den Nerv auf seinen richtigen Platz im Verhältniss zum Stempel bringen soll. Wird die elfenbeinerne Rinne zu hoch geschraubt, so trifft der Stempel den Nerv allzu kräftig, so dass der Tetanus in Folge der zu schnellen Zerstörung des Nervs in zu kurzer Zeit verschwindet. Oder auch kann es sich ereignen, dass die Rinne niedriger als nöthig liegt, der Stempel mithin den Nerv nicht genug kräftig trifft und das erwartete Resultat ausbleibt. Man muss durch Tatonnement (Heidenhain) die richtige Lage finden, und gerade darin, dass man lange genug arbeiten muss und oft das Experiment solcherart gründlich verdirbt, liegt der unvermeidliche Mangel der Methode. Gelingt aber alles gut, so erhält man einen vortrefflichen Tetanus. Heidenhain erwähnt, ausser dem Tetanus in der Muskulatur beim Reizen des N. ischiadicus beim Frosch, dass er mit seinem mechanischen Tetanomotor u. A., bei Reizung des einen abgeschnittenen Vagus, ein vollständiges Stillestehen des Herzens erhalten hat, welches 35 Secunden dauerte und fast augenblicklich eintrat.

Als weiteren Mangel, der dadurch entsteht, dass man das Instrument in der Hand halten muss, sind noch zu erwähnen die Zerrungen in dem Nerv, welche in Folge des Zitterns der Hand entstehen; solches lässt sich durch Festschrauben des Apparats an einem Stativ nicht vermeiden, weil dann wieder eine jede Bewegung des Versuchsthieres von einer Zerrung des Nervs begleitet ist.

Beiden Tetanomotoren gemeinschaftliche Ungelegenheiten sind der noch vor Anfang des Versuchs dem Nerv zugefügte mechanische Insult, erst durch das nothwendige Abschneiden desselben und ferner durch die Art, in welcher er am Apparate befestigt wird, nämlich vermittelst Nadelstiche oder einer Fadenschlinge. Hiezu kommt noch die Unmöglichkeit, den Nerv während der Versuchszeit in einem feuchten Raume aufzubewahren, und die in Folge dessen entstehende Schwierigkeit, ein Experiment längere Zeit hindurch fortzusetzen, sowie die durch das Abschneiden des Nervs in der Nähe der Schnittstelle herbeigeführte Veränderung der specifischen Irritabilität desselben.

Als ein bedeutendes Resultat dieser Forschungen bleibt jedoch der Beweis, dass der Nerv auf mechanischem Wege erregt werden kann ohne getödtet zu werden, welches zugleich mit der von Du Bois-Reymond erwiesenen Thatsache, dass die negative Fluctuation auch bei mechanischer Reizung auftritt, bis in die letzte Zeit so gut wie Alles gewesen ist, was man von dem Verhalten der Nerven bei mechanischen Reizen gewusst hat.

Auf dem Gebiete der allgemeinen Nerven- und Muskel-Physiologie ward die Frage vom mechanischen Tetanus erst im Jahre 1877 von Bernstein in

seinen Untersuchungen über die Ermüdung und Erholung der Nerven aufgenommen. Wie schon gesagt, benutzte er bei seinen Versuchen einen Tetanus, hervorgerufen durch Schläge vermittelst eines Messerrückens auf den Nerv. Die Versuche fanden an lebendigen Fröschen solcherart statt, dass der N. ischiadicus längs dem Schenkel blosgelegt war; unter denselben wurde eine Gummiplatte gelegt, auf welcher der Nerv lag. Der Frosch selbst war horizontal mit dem Rücken nach oben befestigt; mittelst eines Hautschnitts wurde die Sehne des M. gastrocnemius abgeschnitten und hervorgezogen. Von dieser ging ein Faden über eine kleine Rolle bis zum Schreibapparat von Pflüger's Myographion[1]). Die Belastung betrug ungefähr 35 Gramm. Nachdem die mechanische Reizung einige Zeit gedauert, so dass die Höhe der Muskelzuckung von ihrem ursprünglichen Werth auf etwa ein Millimeter gesunken und wobei das Leitungsvermögen des Nervs vom Plexus eine jede Minute untersucht wurde, hörte man mit der Reizung auf und bettete den Nerv innerhalb der Haut ein, worauf das Leitungsvermögen des Nervs vermittelst Electroden aus Platina am Plexus in längeren oder kürzeren Zeitintervallen untersucht wurde. Dabei zeigte es sich, dass, nachdem die Leitung in Folge einer 3 Minuten dauernden Tetanisirung schon fast aufgehoben war, eine kleine Erholung, die jedoch bald wieder verschwand, unmittelbar eintrat. Nach einer halben Stunde ungefähr stellten sich von neuem Zuckungen ein, welche allmälig bis nahezu zur ursprünglichen Höhe stiegen, ohne sie jedoch vollständig zu erreichen. Bernstein ist der Ansicht, dass die Erholungscurve in ihrer wirklichen Gestalt derjenigen, die man nach electrischer Reizung erhält, ungefähr entspricht; sie steigt erst mit zunehmender, und später, nach einem Wendepunkt, mit abnehmender Schnelligkeit.[2])

Diese Versuche sind jedoch im Ganzen nicht vollkommen befriedigend, denn die Art und Weise der mechanischen Reizung ist allzu primitiv, als dass die Resultate volles Zutrauen einflössen könnten. Der Verf. räumt es selbst ein und fügt hinzu, dass eine zweckmässige Modification von Heidenhain's Tetanomotor sich für den Zweck besser eignen würde. Er ist deshalb auch der Ansicht, dass die mechanische Reizung der gröbste Eingriff von allen ist, weil es sich hiebei immer um eine geringere oder bedeutendere Zerstörung der Structur des Nervens handelt. Dass dieser Eingriff nicht so ganz grob zu sein braucht, werde ich weiter unten zeigen.

---

[1]) Bernstein, Archiv für die ges. Physiologie, XV, S. 292—293. 1877.

[2]) Bernstein, l. c. S. 305—307. 1877.

Einzelne mechanische Reize sind noch weniger als mechanische Tetanisirung angewandt worden. So viel mir bekannt, haben nur zwei Forscher in letzterer Zeit solche benutzt, nämlich ECKHARD und WUNDT. ECKHARD wandte diese bei seinen Untersuchungen über die Wirkung des constanten Stroms auf motorische Nerven an. Er bediente sich des denkbar einfachsten Mittels: den Nerv zu durchschneiden.[1]) Eine solche Methode, obschon bisweilen brauchbar, kann jedoch nie fernere Beachtung beanspruchen. Sie entspricht keinen derjenigen Hauptanforderungen, die man an eine ähnliche Methode zu stellen berechtigt ist, nämlich den Nerv so viel als möglich zu schonen, sowie die Modificirung der Kraft des Reizes und die exacte Vermessung derselben zu gestatten.

Mehr als Anhang zu seinen sonstigen Untersuchungen erscheint WUNDT's Versuche über die Nachwirkungen einzelner den Nerv treffenden mechanischen Stösse.[2]) Sein Apparat besteht aus einem electromagnetischen Fallhammer von 89,5 Gramm, befestigt an dem einen Ende eines 63 Ctm. langen Schaftes aus Holz, welcher an seinem anderen Ende an einer wagerechten zwischen den Spitzen drehbaren Achse befestigt ist. Die Versuche geschahen nach WUNDT's bekannter Methode solcher Art, dass die Zuckung auf die Scheibe des Pendelmyographions verzeichnet wurde. Die Leitung zu dem hierzu gehörenden Electromagnet ging durch einen Stromunterbrecher, der jedes Mal, wenn der Pendel bei seiner Schwingung denselben traf, den Strom unterbrach. Einige Augenblicke später ward ein anderer Strom, der durch eine niedriger gelegene Stelle des Nervs ging und den Prüfungsreiz ausmachte, unterbrochen.

Ohne Zweifel bildet diese Methode, im Vergleich zu der früheren, einen bedeutenden Fortschritt; dessen ungeachtet entspricht sie nicht annähernd denjenigen Anforderungen, die man an eine wissenschaftliche Methode zu stellen berechtigt ist. Wie weiterhin gezeigt werden soll, war schon das von WUNDT benutzte Gewicht viel zu stark; statt den Nerv zu erregen, zerstörte es denselben so schnell, bereits nach einigen Schlägen, dass an eine ausführlichere Versuchsserie nicht zu denken war. Deshalb war er auch genöthigt, seine Resultate aus verschiedenen Versuchsserien angehörenden Beobachtungen zu ziehen.

Die Intensität des Reizes konnte zwar etwas modificirt werden, indem man den Electromagneten hob oder senkte; diese Modification war indess ziemlich illusorisch, denn mit seinem schweren Hammer muss WUNDT die maximale

[1]) ECKHARD, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, I, S. 29—30. 1855.
[2]) WUNDT, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven, I, S. 196—202. 1871.

Stärke des Reizes schon bei einer Fallhöhe von 2—3 Mm. erreicht haben, auch wenn man voraussetzt, dass die Friction in seinem Apparat recht gross war.

Aus den von Wundt mitgetheilten[1]) Tabellen ergiebt es sich ferner, dass er nicht einmal annäherungsweise constante Resultate erhalten hat. Mit derselben Stärke des Reizes erhielt er folgende Muskelzuckungen bei einem und demselben Versuch: 6; 3,5; 6; 4; 6,5; 4,8; bei einem anderen besser gelungenen Versuch: 5; 5; 5,5; 4,5; 4,5. Nimmt man an, was wohl erlaubt ist, dass das Gewicht jedesmal mit derselben Energie auf den Nerv fiel, so kann dieses Resultat nicht anders erklärt werden, als dass das Gewicht theils schief fiel, so dass es den ganzen Nerv nicht traf, theils verschiedene Stücke desselben traf, so dass, nachdem ein Nervenstück ermüdete, ein anderes frisches irritirt wurde.

Als fernere Mängel dieser Methode muss noch hervorgehoben werden, dass die Intensität des Reizes sich gar nicht messen lässt und dass keine Maassregeln getroffen zu sein scheinen, um das Austrocknen des Nervs während der Dauer des Experiments zu vermeiden.

Die vermittelst einer solchen Untersuchungsmethode gewonnenen Resultate können natürlicherweise nicht anders als unzuverlässig sein; sie stimmen zwar mit den von Wundt bei electrischer Reizung erhaltenen überein, es mangelt ihnen aber an derjenigen überzeugenden Beweiskraft, die man von einer jeden Experimentaluntersuchung zu erwarten berechtigt ist. Den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit muss man der ersten Serie von Versuchen zuerkennen, die darauf hinausgehen darzulegen, dass schwache mechanische Reize, die nicht genügend stark sind, um eine Zuckung hervorzurufen, die Irritabilität für unmittelbar darauf folgende mittelstarke (electrische) Reize steigern, oder mit andern Worten, dass auch bei mechanischer Reizung die Erregung des Nerven in der That bereits bei einer Stärke des Reizes, die der Muskel noch nicht mit einer Zuckung beantwortet, beginnt.[2])

Für nicht ebenso zuverlässig halte ich Wundt's zwei andere Resultate, dass nämlich das Maximum der Erregbarkeit mit dem Maximum der Zuckung zusammenfällt, und dass nach dem Aufhören der Zuckung eine höhere Irritabilität längere Zeit hindurch fortbesteht. Als gar nicht erwiesen erscheint schliesslich Wundt's letzte Behauptung, dass man nach Ablauf der Zuckung Hemmungserscheinungen ganz derselben Art bemerkt, wie die bei der Cathode

---

[1]) Wundt, l. c. S. 201, 202.
[2]) Wundt, l. c. S. 198.

eines constanten Stromes oder nach der Einwirkung eines kurzen Stromstosses sich zeigen. Wundt räumt selbst ein, dass diese Erscheinungen selten sind und dass sie, wo sie sich offenbaren, gewöhnlich nach zwei oder drei mechanischen Reizungsversuchen verschwinden.[1])

Diese Resultate nebst den früher erwähnten von Du Bois-Reymond und Heidenhain gefundenen, sind so viel ich weiss Alles, was man von mechanischer Nervenreizung bisher gewusst hat.

Zweites Kapitel.

Die Versuchsmethode.

Der Apparat, den ich zur Hervorbringung von Nervenreizung durch einzelne mechanische Stösse construiren wollte, müsste, ausser dass der Nerv durch den angewandten Reiz so wenig als möglich beschädigt werden dürfte, folgenden Anforderungen entsprechen:

1) erlauben die Intensität des Reizes wenigstens mit approximativer Genauigkeit zu vermessen;

2) es möglich machen innerhalb weiter Grenzen, von Null bis zum maximalen Werth des Reizes, zugleich aber so langsam man will, die Stärke des Reizes zu verändern;

3) gestatten, den Nerv, ohne seinen Platz zu verändern, an jedem beliebigen Punkt seiner Länge, vom Austritt aus dem Rückenmarkkanal bis zum Eintritt in den Muskel, zu reizen;

4) so beschaffen sein, dass das fallende Gewicht möglichst kurze Zeit auf dem Nerv ruhen dürfe, damit dasselbe nicht länger als nöthig auf den Nerv drücke;

5) erlauben, dem Nerv einen anderen Reiz gleichzeitig mit dem mechanischen zuzuführen;

6) die Austrocknung des Nervs während der Zeitdauer des Versuchs zu verhindern;

7) schliesslich müsste der Apparat gleichzeitig mit den gewöhnlichsten Instrumenten zur Aufzeichnung von Muskelbewegungen benutzt werden können.

Mein Apparat ist folgendermaassen construirt; siehe Taf. 1—3. Er ist von dem Instrumentenmacher der hiesigen Universität, Herrn M. Wetzer verfertigt.

---

[1]) Wundt, l. c. S. 200, 201.

Längs dem 20,5 Ctm. langen und in einer Entfernung von etwas mehr als 4 Ctm. von einander liegenden hohlen Messingspfeilern *aa'*, *bb'*, bewegt sich durch den Messingsstab *cc* der Electromagnet *dd*, welcher 2,5 Ctm. hoch ist und 500 Windungen hat. Vermittelst der Schraube *f* kann der Electromagnet in jeder beliebigen Höhe fixirt werden. Damit der Magnet längs den Rändern der Pfeiler gleichmässig gleitet, sind die denselben tragenden messingnen Platten *gg*, *g'g'* mit je zwei Aussprüngen *hh*, *h'*, *h''*, versehen, von denen der eine, *h'*, bis zu einem Zeiger ausgezogen ist, dessen Spitze auf einer längs dem Pfeiler *aa'* eingeritzten Millimeterscala die Entfernung zwischen den Polen des Electromagnets und der Bodenplatte des Apparats bezeichnet. Um den Anker so schnell als möglich von dem Magnet herabfallen zu lassen, sind die Pole desselben mit Seidenpapier überzogen.

Den Durchschnitt der Pfeiler findet man in Fig. 6, Taf. 4 abgebildet. Sie sind von quadratischer Form, 1 Ctm. breit und werden von drei Wänden begränzt, indem die innere Wand fehlt und der ganze Pfeiler somit das Aussehen einer Rinne hat. In dieser Höhlung sind Messingsaiten von 0,5 Mm. Dicke *kk* (Taf. 1) ausgespannt. Diese werden unten am Fuss des Pfeilers vermittelst einer Schraube nebst Mutter und oben an der Spitze des Pfeilers vermittelst einer Schraube nebst Mutter *ii* befestigt. Die Saiten müssen, wie es sich aus der Fig. auf Taf. 1, *k*, und dem Durchschnitt Taf. 4, Fig. 6 ergiebt, genau die Mitte des Pfeilers einnehmen und stark gespannt sein, was vermittelst der Schraube *ii* leicht sich thun lässt.

Diese Saiten haben zum Zweck eine Leitung für das Gewicht beim Fallen desselben zu bilden. Die Gewichte, d. h. die Anker, sind von verschiedener Schwere und construirt wie folgt. Das Mittelstück (Fig. 2, 3, 4, Taf. 4) besitzt nach unten einen auf der unteren Seite abgerundeten Aussprung, und ebenso nach den Seiten von oben und unten zwei Ausprünge, deren gegenseitige Stellung zu einander ohne weitere Beschreibung aus der Abbildung zu ersehen ist. In dem Zwischenraume dieser Aussprünge gleitet das Gewicht längs der Messingsaite *k* (Taf. 1). Im Verhältniss zur Dicke der Saite ist der Zwischenraum im Seitenaussprung (3,5 Mm.) vollkommen genügend um die mögliche Friction zwischen dem Gewicht und der Saite fast gänzlich zu beseitigen. Ebenso kann zwischen den inneren Wänden der Pfeiler und dem Gewicht keine besondere Friction stattfinden, weil das Lumen der Pfeiler weit grösser ist als die Entfernung zwischen den äusseren Rändern der Aussprünge (resp. 5,5 und 6,8 Mm.). Diese Leitungssaiten sind deshalb wichtig, weil sie, nachdem das Gewicht herabgefallen ist, dasselbe stützen, indem sie es am Umfallen hindern.

Das Mittelstück des Ankers selbst, welches 39 à 40 Mm. lang ist, und dessen Dicke und Breite bei verschiedenen Ankern verschieden sind, wird aus weichem Eisen angefertigt. Die Seitenaussprünge sind theils gleichfalls aus Eisen, theils bei den leichtesten Ankern aus Horn, am Mittelstück vermittelst Stifte befestigt. Der untere Aussprung, dessen Breite und Länge bei den verschiedenen Ankern wechselt, bildet eine unmittelbare Fortsetzung des Mittelstücks. Nach unten endigt derselbe mit einer runden Kante aus weichem Kupferdraht, demjenigen Theil des Ankers, welcher den Nerv berührt. Anfangs versuchte ich Elfenbein hier zu benutzen, fand aber, dass dieses sich nicht dazu eignete, weil die grosse Elasticität desselben zur Folge hatte, dass das Gewicht beim Fallen zurückschnellte und beim Rückfall mithin den Nerv abermals reizte. Weiches Kupfer erwies sich für den beabsichtigten Zweck als ganz vortrefflich. Dass keine electrische Reizung des Nervs durch das Metall stattfand, wurde durch Versuche, wobei das Gewicht aus geringer Höhe herabfiel oder längere Zeit hindurch auf dem Nerv liegen blieb, vollkommen bewiesen; in dergleichen Fällen ward keine Spur von Erregung bemerkt.

Erst nach vielen vergeblichen Versuchen fand ich die passende Grösse der Gewichte. Ich begann anfangs mit ca. 20 Gramm schweren Gewichten, fand sie aber gleich zu schwer, und schliesslich waren die von mir am häufigsten benutzten nicht schwerer als 4,619, 1,826, 1,335, 0,485, 0,211 Gramm. Ihre Construction ist einigermaassen verschieden, weshalb eine kurze Beschreibung vielleicht hier am Platze ist. Das Gewicht I (Schwere 0,211 Gramm) und das Gewicht II (Schwere 0,485 Gr.) bestehen aus einer 0,3 Mm. starken Platte aus Eisenblech, bei I von 40 Mm. Länge und 1 Mm. Breite, bei II von 39 Mm. Länge, 2,5 Mm. Breite. Ihre Form ergiebt sich übrigens aus der Abbildung 4, Taf. 4, welche das von mir am häufigsten benutzte Gewicht II in natürlicher Grösse wiedergiebt. Das Kupfer desselben (*a*) ist ebenso wie bei dem Gewicht I halbmondförmig, um zu vermeiden, dass das Gewicht die Unterlage früher als den Nerv berühre, welches bei den gröberen und schwereren Gewichten, die übrigens gleichmässiger fielen, nicht nöthig war.

Das Gewicht III (Schwere 1,335 Gr.) besteht aus Hartgummi, dessen obere Fläche aus Eisenblech gemacht ist; seine Construction ergiebt sich übrigens aus Fig. 3, Taf. 4.

Das Gewicht IV (Schwere 1,826 Gr.) hat ganz dieselbe Construction wie das Gewicht III, ausgenommen, dass die schraffirten Stellen desselben aus Aluminium bestehen. Um genug leichte Gewichte zu erhalten, sah ich mich genöthigt, zu den Haupttheilen des Apparats leichtere Metalle als Eisen anzuwenden.

Das Gewicht V ist ganz aus Eisen hergestellt. Man findet es in Fig. 2, Taf. 4 abgebildet. Die Dimensionen sind: Länge 39 Mm., Breite 1 Mm., Dicke 5 Mm.

Die Pfeiler nebst Zubehör sind vermittelst starker Schrauben an je seinem Holzstück *ll* von 20 Ctm. Länge, 6,8 Ctm. Breite und 1,8 Ctm. Dicke befestigt. Diese Holzstücke, deren Entfernung zwischen den inneren Rändern 2,6 Ctm. beträgt, und die vorn durch das messingene Stück *q* vereinigt sind, gleiten vermittelst der an den Seiten und unten angebrachten Rollen zwischen den Leisten *mm* über die Scheibe *n*, auf welcher der ganze Apparat ruht. Diese 37,5 Ctm. lange, 25,5 Ctm. breite und 1,8 Ctm. dicke Scheibe lässt sich vermittelst der drei Stellschrauben *ooo* horizontal stellen. In der Mitte der Scheibe befindet sich ein Loch von 4,5 Ctm. Länge und 2,2 Ctm. Breite, durch welches der Muskel herabhängt und am Schreibapparat befestigt wird (Taf. 3). Vermittelst des Stativs und der Klammer *p* wird das Femur ganz wie in Pflüger's Myograph eingeklemmt gehalten und der Nerv liegt ausgebreitet auf dem Bette *tt*, dessen Breite mit der Entfernung zwischen den Holzstücken *mm* gleich ist und welches sich über die Scheibe *nn* bis zu der Höhe dieser Holzstücke erhebt. Das Bett ist 15,6 Ctm. lang, damit im Fall des Bedarfs ein Präparat, bestehend aus den beiden Nn. ischiadici nebst Rückenmark, auf demselben ausgebreitet werden kann. Sein Hauptbestandtheil ist Hartgummi, um bei der Anwendung electrischer Reize als guter Isolator zu dienen. Auf seiner oberen Fläche ist eine 1,2 Ctm. breite Scheibe aus dickem Spiegelglas eingefasst, auf welcher der Nerv zu liegen kommt, wann er von dem herabfallenden Gewicht getroffen werden soll.

Der Fallapparat kann, durch Vor- und Rückwärts-Schiebung des Schlittens *ll* auf der Scheibe *nn* so geführt werden, dass ein jeder Theil des Präparats unter den Electromagnet zu liegen kommt. Um zu bestimmen, welcher Punkt des Nervs bei jedem einzelnen Versuch gereizt wird, trägt der eine der hölzernen Stücke *ll* eine in Centimeter und halbe Centimeter graduirte Scala *r* (Taf. 3), deren Nullpunkt mit dem Vorderende des Bettes *tt* zusammentrifft. Man kann somit die Entfernung der gereizten Stelle von diesem Punkt einfach ablesen. Um einen anatomisch bestimmten Punkt als point de repère zu erhalten, habe ich zu der auf der Scala angegebenen Entfernung diejenige vom Vorderende des Bettes bis zum Eintritt des Nervs in den Muskel hinzuaddirt und hierdurch den Abstand der gereizten Stelle von diesem anatomischen Punkt bestimmt.

Die Art, in welcher der Fallapparat vorgeschoben wird, ergiebt sich aus der Fig. auf Taf. 1. An beiden Enden der einen Hälfte des Schlittens ist je

eine kleine Oese *u* angebracht, an welchen die beiden Enden einer Darmsaite befestigt sind. Diese Saite, welche über die Rollen *u'u'* zur unteren Fläche des Apparats hinläuft, geht dort einmal um die Rolle *v*, welche mit dem Handgriff *w* (Taf. 1) in fester Verbindung steht. Sobald dieser Griff gedreht wird, geht der Schlitten in Folge der Friction der Saite gegen die Rolle *v* in der gewünschten Richtung. Man könnte diese Einrichtung entbehren, und den Schlitten einfach mit der Hand vorwärtsschieben. Dieses ist jedoch mit der Ungelegenheit verknüpft, dass dann der Fallapparat nicht so fest an jedem bestimmten Punkte fixirt ist, als bei der Anwendung der Saite.

Um das Gewicht zu heben, habe ich eine besondere in Fig. 1, Taf. 4 und in den Taf. 1 und 2 (*xx*) abgebildete Vorrichtung benutzt. Jede Hälfte des Schlittens hat dicht innerhalb des Messingpfeilers *aa' bb'* (Taf. 1) ein Loch von 4 Mm. Durchmesser und in der Scheibe *n* befinden sich längs der ganzen Strecke vom vorderen bis zum hinteren Ende des Bettes auf beiden Seiten desselben genau unter den Löchern der Schlitten-Hälften zwei Oeffnungen von demselben Diameter wie die Löcher, $\beta\beta$, Taf. 3. Durch beide Löcher und die entsprechenden Oeffnungen der Bodenplatte läuft ein messingener Stab von 5,2 Ctm. Länge. Die Stäbe werden, in welche Lage man sie auch bringen möge, vermittelst einer Feder stramm in ihren Löchern festgehalten. Unten sind sie mit einem Querstück aus Hartgummi verbunden und endigen oben jeder mit einem runden Knopf, der das Ausziehen derselben durch die Löcher verhindert. Sobald das Gewicht herabgefallen, wird dieser kleine Apparat mit dem Finger hinaufgeschoben und das Gewicht auf diese Art gehoben. Mit einiger Uebung kann man es soweit bringen, dass das Gewicht thatsächlich in demselben Augenblick, wo es den Nerv getroffen, gehoben wird.

Der electrische Strom wird vermittelst der an der Scheibe *n* angebrachten Schrauben *zz'* zum Electromagnet geleitet. Vermittelst anderer neben ihnen befestigter Leitungsschrauben lassen sich electrische Ströme zu den Nerven hinleiten. In die unmittelbar vor dem Fallapparat gelegenen Leitungsschrauben $\alpha\,\alpha$ können Electroden aus Platina eingeschraubt werden. Die Löcher dieser Schrauben sind so angebracht, dass die Leitungsdrähte umittelbar auf der oberen Fläche der Glasscheibe zu ruhen kommen. Um sie stetiger zu machen, kann man sie mit Siegellack an die entgegengesetzte Schlittenhälfte befestigen. Sie folgen dann einer jeden Bewegung des Schlittens und lassen sich auf der einen oder der anderen Nervenstelle, je nachdem welchen Punkt man reizen will, anbringen. Mittelst Siegellack lassen sich übrigens Elec-

troden, wo man irgend will, befestigen und z. B. electrotonisirende Ströme dem Nerv gleichzeitig mit der mechanischen Reizung zuführen.

Bei Experimenten mit diesem Apparat pflege ich, nachdem derselbe in wagerechte Lage gebracht worden, auf jeden verfügbaren Raum auf demselben Schalen mit feuchten Schwämmen anzubringen und das Ganze darauf mit einer Glasglocke zu überdecken, deren innere Wände gleichfalls mit Wasser angefeuchtet worden. Diese 14 Ctm. hohe Glocke hat eine paralellipipedische Form; in der Mitte der Decke befindet sich eine Oeffnung so breit, dass der obere Theil des Fallapparats, sobald derselbe vor- oder zurück-geschoben wird, durchgehen kann. Damit diese Oeffnung ein Verdunsten oder Austrocknen nicht befördern möge, wird sie durch zwei Scheiben, die eine vor und die andere hinter dem Fallapparat, bedeckt und die noch übrige Oeffnung durch eine dritte Scheibe geschlossen.

Will man den Anker von verschiedener Höhe fallen lassen, so sind gewisse Kunstgriffe, die das Experiment bedeutend erleichtern und dasselbe sicherer und bequemer machen, nicht ausser Acht zu lassen. Die Stäbe x des Hebeapparats überragen mit nahezu 1,5 Ctm. das Bett des Nervs. Bedarf man keiner grösseren Fallhöhe, so thut man am besten das Gewicht mittelst des Hebeapparats zu heben, bis es den Electromagnet, den man vorher an der gewünschten Stelle fixirt hat, berührt. Bei bedeutenderen Fallhöhen hebt man das Gewicht mit dem Hebeapparat, bis es den Electromagnet trifft; dann schliesst man den Strom und hebt mit dem Magnet das Gewicht so hoch man will. Vermittelst der Schraube f wird darauf der Electromagnet auf der gewünschten Höhe fixirt.

Um die Friction der Gewichte gegen die Pfeiler und die darin gespannten Saiten möglichst zu vermindern, war es nothwendig, Ersteren Möglichkeit zu gewissen Abweichungen in seitlicher Richtung zu geben. Will man sicher sein, dass das Gewicht beim Fallen den Nerv dennoch richtig trifft, so muss man daher dasselbe, ehe es bis zur gewünschten Höhe gehoben wird, so stellen, dass dessen Mitte genau mit dem Nerv zusammenfällt. Dieses gilt namentlich den Gewichten N:o I und II, welche nur dann ihre volle Kraft entwickeln können, wenn sie den Nerv genau mit der Mitte ihrer halbmondförmigen unteren Enden treffen. Bei den übrigen Gewichten ist eine strenge Beobachtung dieser Regeln nicht so nothwendig.

Um das Gewicht einzustellen, verfährt man wie folgt. Man senkt den Hebeapparat mit dem darauf ruhenden Gewicht so niedrig, dass es den Nerv fast berührt, ohne es jedoch zu thun. Darauf öffnet man den hinteren Deckel

der Glasglocke, führt einen gebogenen Kupferdraht hinein und stellt mit Hülfe desselben das Gewicht so, dass seine Mitte sich gerade über dem Nerv befindet; solches lässt sich in einem Augenblicke bewerkstelligen. Dann schiebt man vorsichtig das Gewicht mit dem Hebeapparat hinauf, bis es den Electromagnet berührt. Befolgt man diese Vorsichtsmaassregeln, so erhält man in den meisten Fallen ein befriedigendes Resultat.

Die Höhe des Gewichts über dem Nerv, d. h. seine Fallhöhe, habe ich vermittelst eines Cathetometers in der Weise bestimmt, dass ich vor jeder Reizung die Lage des oberen Randes des Gewichts mit dem Cathetometer bestimmt und nach beendigter Serie das Gewicht auf dem Nerv habe liegen lassen und dort die Lage derselben oberen Kante bestimmt habe. Der Unterschied zwischen den hiebei abgelesenen Zahlen bezeichnet die Fallhöhe. Ich habe bei jedem einzelnen Experiment dieselbe bis zu Zehnteln eines Millimeters bestimmt. Die auf dem Pfeiler *aa'* des Apparats eingeritzte Scala dient bloss dazu den Electromagnet auf der gewünschten Höhe ungefähr einzustellen. Wenn man so will, kann man den Fallapparat selbst mit einem Nonius versehen; da ich aber einen Cathetometer besass, wollte ich nicht durch eine solche Einrichtung die Kosten des Apparats vergrössern.

Von gewisser Bedeutung für dergleichen Versuche ist die Art, in welcher der Strom zum Electromagnet unterbrochen wird. Hierzu benutzte ich anfangs Quecksilber-schaalen, die ich aber bald aufgab und mich einem Unterbrecher zuwandte, der analog mit demjenigen ist, welcher dem Fick-Helmholz'schen Pendelmyographion angehört. Ich hatte ihn anfertigen lassen eigentlich um ihn zugleich mit dem in unserem physiologischen Laboratorium von früher her befindlichen zur Auslösung simultaner electrischer Schläge bei Versuchen mit dem Pendelmyographion zu benutzen. Durch diesen Unterbrecher ward der Strom, zu meinem Zweck wenigstens, mit vollkommen befriedigender Gleichförmigkeit unterbrochen, was sich am besten aus einigen von mir angestellten Versuchen den Nerv mit constantem Oeffnungsstrom zu reizen ergab, bei denen alle solcherart ausgelöste Muskelzuckungen vollständig gleich gross waren. Bessere Beweise um die Gleichförmigkeit der Unterbrechung darzulegen sind nicht nöthig.

Um eine Vorstellung zu gewinnen wie gross die lebendige Kraft eines von verschiedener Höhe herabfallenden Gewichtes ist, oder, mit anderen Worten, um eine Vorstellung von der absoluten Stärke des Reizes zu erhalten, habe ich die Fallzeit des Gewichts bestimmt. Wenn man die geringe Friction des Apparats kennt, so lässt sich, ohne einen allzu grossen Irrthum zu be-

fürchten, a priori annehmen, dass die Stärke des Reizes sich im Allgemeinen gleich der Fallhöhen verhielt. Die Feststellung der Fallzeiten hat diese Voraussetzung bestätigt.

Die hier in Frage kommenden Bestimmungen geschahen vermittelst des Pendelmyographion und DESPRETZ' Signal électrique[1]) in folgender Art. Vom Signal (*ee* Fig. 5, Taf. 4) geht der eine Leitungsdraht zur Batterie *g* und der zweite zur Quecksilberschaale q_I; von der Batterie geht die Leitung ebenso zu einer Quecksilberschaale q_{II}. Bei den letzteren theilt sich nun der Strom in zwei Zweige. Der eine geht von q_I durch die Quecksilberschaale q_{III} und den Stromunterbrecher *f* zum Electromagnet *a* und von dort durch den Leitungsdraht *hhh* und den Quecksilberschaalen q_{VI} und q_{II} zurück zur Batterie *g*. Der andere Zweig des Stroms geht von q_I bis q_V, von dort durch den Leitungsdraht *ll* zum Hebeapparat *n*. An dem letzteren befinden sich vermittelst Schrauben *bb* (Fig. 1, Taf. 4) zwei Quecksilberschaalen angeschraubt, die auf derselben Tafel im Durchschnitt abgebildet und Fig. 5 Taf. 4, *d'd''* gleichfalls sichtbar sind. Der Strom geht dann durch den Stab *c''* zu der einen Quecksilberschaale *d''* und weiter, wenn beide Quecksilberkuppeln in leitender Verbindung stehen, durch *d'*, den Stab *c'*, die Leitungsdrähte *mm* sowie die Quecksilberschaalen q_{IV} und q_{II} zurück zur Batterie *g*. Auf der Abbildung bezeichnen die Pfeile die Richtung der verschiedenen Ströme. Das Mittelstück *n* des Hebeapparats ist, wie oben bereits gesagt wurde, aus nichtleitenden Stoffen angefertigt.

Sobald nun der Strom am Unterbrecher *f* geschlossen ist, wird der Magnet im Signal électrique attrahirt und ein Strich auf der Scheibe des Myographs gezeichnet. Wenn der Pendel hierauf in Gang kommt, wird der Strom unterbrochen und das Signal zeichnet einen neuen Strich in demselben Augenblick, wo der Anker des Fallapparats herabfällt. Sobald der Anker die auf dem Bette *t* (Taf. 1—3) gestellten Quicksilberkuppeln *d'd''* trifft und dieselben in leitende Verbindung mit einander setzt, wird der Strom von Neuem geschlossen und das Signal électrique zeichnet einen neuen Strich auf dem Myograph. Die Entfernung zwischen den beiden letzten Strichen erlaubt, wenn man vermittelst der Vibrationen einer Stimmgabel die Zeit misst, die Fallzeit zu bestimmen. Durch Fallenlassen des Gewichts von verschiedener Höhe habe ich auf diese Weise die Fallzeiten für verschiedene Fallhöhen bestimmt und

---

[1]) MAREY, La methode graphique dans les sciences expérimentales, S. 140, 475. 1879.

somit eine Approximation der durch das Gewicht in jedem einzelnen Falle representirten lebendigen Kraft, wenn es den Nerv trifft, gefunden.

In Fig. 1, Taf. 5 ist eine Serie mit dem Gewicht II (0,485 Gr.) ausgeführter ähnlicher Bestimmungen mitgetheilt. Die Stimmgabel machte hiebei 256 einfache Schwingungen in der Sekunde. Aus dieser Versuchsserie ergiebt es sich, wie ich bereits im Voraus annehmen zu können glaubte, dass die Friction im Apparat äusserst gering ist, und dass das Gewicht bei seinem Fall diejenige lebendige Kraft representirt, welche es gehabt hätte, wenn es frei gefallen wäre.

Die Zeit, die da verstreicht bevor der Magnetismus im Electromagnet *a* aufgehoben wird und bevor das Signal von Neuem angiebt dass der Strom geschlossen ist, beträgt nicht mehr als ungefähr $^1/_{500}$ Sekunde, wie sich sowohl aus meinen Versuchen, als auch aus den Angaben bei Marey [1]) ergiebt. Nach Abzug dessen erhält man aus meinen Bestimmungen der Fallzeit folgende Resultate:

Fallhöhe, Millimeter.	Fallzeit, Sekunden.	Berechnete Fallzeit laut der Formel $t = \sqrt{\frac{2s}{g}}$; $g = 9{,}8$ Meter.
4,3	0,029	0,029
8,7	0,041	0,042
13,8	0,053	0,053
18,3	0,060	0,061
23,5	0,068	0,069
28,6	0,076	0,076
34,3	0,080	0,083
39,2	0,088	0,089
44,3	0,091	0,095
49,2	0,099	0,100
53,5	0,103	0,104
58,9	0,107	0,109
68,7	0,118	0,118
78,7	0,121	0,126

Aus diesen Zahlen geht das für die Bestimmung der Intensität des Reizes besonders wichtige Resultat hervor, *dass bei mechanischer Reizung ver-*

[1]) Marey, l. c. S. 473.

mittelst meines Apparats die Friction gar nicht in Betracht gezogen zu werden braucht und die Stärke des Reizes somit durch das Produkt der Schwere und der Fallhöhe des Gewichts bestimmt wird. In einem jeden einzelnen Falle ist folglich die Stärke des den Nerv treffenden Reizes in absoluten Maassen genau bestimmt.

Ein wie grosser Theil dieser lebendigen Kraft in die Erregung des Nervs übergeht und wie viel in Wärme verwandelt wird, ist hiermit noch nicht entschieden. In Anbetracht der Resultate meiner Versuche, die da zeigen, dass bereits bei äusserst kleinen Werthen des Reizes eine starke Muskelzuckung ausgelöst wird, glaube ich gute Gründe für die Annahme zu haben, dass die Wärmeproduktion in der That nicht besonders gross sein kann und dass somit die Stärke des Reizes zum aller grössten Theil zu der direkten Reizung verwandt wird. Ich habe daher weiterhin, wenn von der Grösse des Reizes die Rede ist, öftest die lebendige Kraft desselben, gemessen durch das Produkt des Gewichts und der Fallhöhe, angeführt. Hiebei muss man sich stets erinnern, dass diese Quantitäten nur die oberen Grenzen für den Reiz angeben und dass von denselben in jedem speciellen Falle die etwaige Wärme abgezogen werden muss; diese Wärme ist jedoch für das Resultat von keiner weiteren Bedeutung, sowohl weil sie an und für sich ganz unbedeutend sein muss, als auch weil sie jedenfalls der Fallhöhe proportionell ist und somit der Abzug für die Wärmebildung bei verschiedener Stärke des Reizes derselben proportionell ist.

Betreffs der Art und Weise wie der Nerv präparirt gewesen ist, erlaube ich mir schliesslich Folgendes anzuführen. Ohne das Versuchsthier vermittelst Schlägen gegen den Tisch oder anderswie vorher zu betäuben[1]), zerschnitt ich mit einer Scheere das Rückgrat ungefähr in der Mitte zwischen dem Os sacrum und dem Nacken. Darauf wurde dem Frosch die Haut wie gewöhnlich abgezogen, die Muskeln auf dem Femur auseinander gezogen und der N. ischiadicus hervorpräparirt, wobei die Seitenzweige desselben, namentlich die grösseren, so viel als möglich derart geschont wurden, dass sie erst bei ihrer Insertion in die resp. Muskeln abgeschnitten wurden. Vermittelst eines dicht am inneren Rande des Os ilei geführten Schnittes mit der Scheere wurde der Nerv im oberen Theile seines Laufs blossgelegt und von dem anhängenden Bindegewebe u. dgl., stets unter Schonung der Nervenzweige, befreit, worauf der entgegengesetzte N. ischiacus abgeschnitten wurde, und das

[1]) Vgl. Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität I. S. 459. 1848.

Präparat, nachdem M. gastrocnemius lospräparirt und der Schenkelknochen in gewöhnlicher Weise von seiner Muskulatur frei gemacht worden, zum Einsetzen in den Apparat fertig war.

Hier wird der Nerv auf dem Bett *tt* ausgebreitet, und der Femur in der Klammer *p* fixirt, während der Muskel durch das Loch γ (Taf. 3) herabgehängt, wo derselbe vermittelst einer in die Achillessehne eingestochenen Nadel am Schreibapparat wie gewöhnlich befestigt wird. Ist dieser so hoch, dass er unter dem Fallapparat nicht Platz haben sollte, so kann man diesen durch untergelegte Holzstücke erhöhen. Ich habe bei verschiedenen Gelegenheiten sowohl Pflüger's einfachen Myograph, Du Bois-Reymond's Federmyograph und den Fick-Helmholtz'schen Pendelmyograph angewandt, und für alle diese, so wie für Marey's Tambour à levier, lässt sich mein Apparat mit der grössten Leichtigkeit benutzen.

Drittes Kapitel.

Von der Ausdauer der Nerven bei Reizung vermittelst mechanischer Reize. Ermüdung und Erholung.

Bei meinen Versuchen über das Verhalten der Nerven gegen einzelne mechanische Stösse war die erste Frage, die sich mir darbot, die, wie viel ein Nerv, ohne zerstört zu werden, aushält. Ich habe in dieser Beziehung gefunden, dass die Nerven in der That eine weit grössere Widerstandskraft besitzen, als man bisher angenommen hat.

Lässt man zwischen jedem einzelnen Versuch eine gewisse Zeit verstreichen, so besitzt der Nerv grosse Ausdauer, und sieht man sorgfältig darauf, dass der Nerv nicht austrocknet, so üben die mechanischen Reize keine besonders zerstörende Wirkung aus. Unter meinen zahlreichen Versuchen besitze ich mehrere, bei denen der Nerv wider 30 à 40, ja noch mehr, Reizungen mit unverminderter Tauglichkeit reagirte; diese Reizungen fanden in Zwischenräumen von 3 bis 5 Minuten mit einem Gewicht von 0,485 Gr. Schwere und mit einer Fallhöhe von 1 à 20 Millimeter bei den verschiedenen Versuchen statt, wobei ich Zuckungen von den minimalen bis zu solchen von 3 à 4 Millimeter Höhe bei einer Belastung von 30 bis 50 Gramm erhielt.

Bei Versuchen mit einzelnen Stössen mit einen und demselben Nerv bedarf der Nerv keiner grösseren Ausdauer; durch die ihn treffenden Stösse ward

dieser jedoch bei keinem einzigen Versuche untauglich. Doch wollte ich auf Grund der Veränderungen, denen die Irritabilität eines hervorpräparirten Nervs unterworfen ist, nicht allzu viele besondere Versuche an einem und demselben Nerv ohne spezielle Veranlassung machen; meine gewöhnlichen Versuche erstreckten sich daher nicht weiter als zu 20 einzelnen Reizungen an jeder Nervenstelle; diese Anzahl war für den damit beabsichtigten Zweck genügend.

Bei anderen Versuchen, wobei verschiedene Stellen des Nervs gereizt wurden, und wo ich deshalb keine so lange Ruhezeit zwischen den verschiedenen Reizungen für nöthig hielt, ist die Anzahl der Reizungen weit grösser gewesen.

Als Ergebniss der von mir hinsichtlich der Nervenreizung mit einzelnen mechanischen Stössen gewonnenen Erfahrung kann ich somit betonen, dass falls nur alle möglichen und nothwendigen Vorsichtsmaassregeln beobachtet werden — was ja, welche Art von Reiz man auch benutzt, geschehen muss — *jeder Nerv sämmtliche denselben treffende mechanische Reizungen vollkommen und vollständig aushält zum Studium welcher Fragen man ihn auch benutzen will.*

Vergleichen wir Wundts Aeusserungen[1]) in dieser Frage mit den meinigen, so findet man einen grossen Unterschied. Derselbe beruht, wie ich bereits erwähnt habe, darauf, dass Wundt viel zu starke Reize benutzte. Bei seinen Versuchen waren dieselben fast sämmtlich über das Maximum, während sie bei den meinigen von den minimalen bis zu den maximalen wechselten.

Wie schnell man in der That den Nerv durch Benutzung übermaximaler Reize zerstören kann, ergiebt sich aus einigen von mir mit solchen angestellten Versuchen. Die Frage hinsichtlich der verschiedenen Stärke des Reizes sowie von den maximalen und minimalen Reizen, will ich in einem folgenden Kapitel behandeln. Hier bitte ich im Voraus nur erwähnen zu dürfen, dass ein Reiz, welcher eine lebendige Kraft von circa 7,000 à 8,000 Milligrammmillimeter repräsentirt, als ungefähr maximal betrachtet werden kann.

Das von mir bei Reizungsversuchen mit übermaximalen Reizen benutzte Gewicht bestand aus dem Gewicht IV von 4,619 Gr. Schwere, welches von einer Höhe von 7,9 Mm. niederfiel. Der Muskel war mit einem Gewicht von zusammengenommen 48,5 Gr. belastet. Eine jede Reizung fand mit einer Zwischenzeit von 3 Minuten statt. Hier folgt eins der solcherart angestellen Versuche.

---

[1]) Siehe S. 20.

Versuch b. 6. $T = 16^0$. $L = 7$. $E = 4$.

N:o.	Z.
1.	2,8.
2.	2,8.
3.	2,5.
4.	2,2.
5.	2,2.
6.	1,2.
7.	1,0.
8.	0,6.
9.	0.

Bei dem unmittelbar darauf angestellten Versuch den Nerv an einer höher hinauf gelegenen Stelle zu reizen, ergab es sich, dass die Erregung durch die nun behandelte Stelle nicht ging. Eine oberflächliche mikroscopische Untersuchung (Verick N:o 2) liess jedoch keine Zerstörung des Nervenstammes entdecken. Bei der Reizung unterhalb erhielt ich von neuem Zuckungen im Muskel.

Dieselbe Form, wie bei diesem Versuche nahm die Ermüdungscurve in den übrigen von mir angestellten Versuchen ähnlicher Art an. Ich halte mich daher in gewissem Grade zu der Ansicht berechtigt, dass diese Curve für die Ermüdung des Nervs durch einzelne übermaximale mechanische Reize typisch ist. Die Curve, in Fig. 2 Taf. 5 laut dem eben erwähnten Experiment abgebildet, zeigt, dass der Nerv anfangs ein paar Schläge aushält, bereits bei dem dritten aber weniger functionsfähig wird und dass bei den folgenden diese Functionsfähigkeit immer schneller abnimmt, bis sie bei dem letzten Schlage ziemlich plötzlich in Null übergeht. In der Figur sind die Ordinaten 5 mal die wirkliche Höhe der Muskelzuckung, somit $2\frac{1}{2}$ mal der Strich auf der Myographionscheibe, die Abskissen bezeichnen die Zeit, die Stärke des Reizes ist die ganze Zeit dieselbe.

Schliesslich habe ich auch eine Serie Versuche über die Ausdauer der Nerven bei dicht auf einander folgenden mechanischen Stössen angestellt. Diese Versuche wurden so ausgeführt, dass, ebenso wie bei den eben erwähnten Experimenten, der Electromagnet in solcher Höhe fixirt ward, dass das Gewicht, sobald es mit dem Hebeapparat gehoben wurde, ihn gerade erreichte. Ich benutzte das Gewicht II (= 0,485 Gr.) und liess dasselbe immerfort herabfallen so schnell ich es, als es gefallen war, nur heben, den Strom schliessen, den Hebeapparat herunterziehen und den Strom unterbrechen konnte. Weil,

wie oben [1]) gesagt, man das Gewicht so abpassen muss, dass es auf den Nerv gleichmässig fällt, sah ich mich dann und wann genöthigt die Reizung zu unterbrechen um dem Gewicht die richtige Lage zu geben. Nach einiger Uebung kam ich jedoch so weit, dass ich circa 4 bis 5 Reizungen in der Minute ausführen konnte.

Diese Versuche wurden theils durch anhaltendes Reizen des Nervs, bis der Muskel nur schwache Zuckungen gab, theils durch einer bestimmten Anzahl Reizungen, z. B. 20, ausgeführt, worauf ich untersuchte, in welchem Maasse dieselben ein Hinderniss wider der Wirkung höher oben angestellten Reizungen ausmachten.

Ich beginne mit einigen Versuchen, welche die Frage beleuchten werden.

Versuch 32. Während einer Zeit von 16 Minuten ward ein Nerv mit dem Gewicht von 0,485 Gr., von einer Höhe von 7,2 Mm. fallend, gereizt. Der Muskel war mit 22,9 Gr. belastet. Nach 95 während dieser Zeit ausgeführten Zuckungen war die Zuckungshöhe des Muskels, die ursprünglich 2,6 Mm. gewesen war, auf 1 Mm. gesunken. Nach einem Aufenthalt von 1 Minute war die Zuckung von einer 1 Ctm. höher gelegenen Stelle ungefähr von derselben Grösse (1 Mm.), aber ebenso hoch wie zu Anfang des Experiments in der Entfernung 1,8 Ctm. vom Muskel.

Versuch 34. Während einer Zeit von 18 Minuten ward in 2,8 Ctm. Entfernung vom Muskel ein Nerv mit dem Gewicht 0,485 Gr., von einer Höhe von 7,0 Mm. fallend, gereizt. Der Muskel war mit 22,9 Gr. belastet, die Temperatur 18° C. Nach 75 Zuckungen war der Muskel von einer Zuckungshöhe von 1,9 Mm. bis zu einer solchen von bloss 0,9 Mm. gefallen. Bei unmittelbar darauf unternommener Reizung des Nervs in einer Entfernung von 4,8 Ctm. erhielt ich eine ganz unbedeutende Zuckung. Dagegen ward eine recht grosse solche hervorgerufen, als die Reizung näher zum Muskel stattfand, Entfernung = 1,3 Ctm.

Versuch 38. Während 15 Minuten wurde in 1,8 Ctm. Entfernung vom Muskel ein Nerv mit dem Gewicht 0,485 Gr. von 7,4 Mm. Höhe gereizt. Die Belastung des Muskels betrug 22,9 Gr. Nach 100 Reizungen hatte die Grösse der Muskelzuckung von 2,4 Mm. bis auf 0,9 Mm. abgenommen. Bei einer unmittelbar darnach höher hinauf, in 4,8 Ctm. Entfernung vom Muskel, vorgenommenen Reizung ward nur eine minimale Zuckung erhalten.

Versuch 40. Während einer Zeit von 15 Minuten wurde in 1,8 Ctm. Entfernung ein Nerv mit dem Gewicht 0,485 Grm. von 6,9 Mm. Höhe gereizt.

[1]) Siehe S. 27.

Die Belastung des Muskels war 22,9 Gr. Nach 68 Zuckungen hatte die Höhe der Muskelzuckung von 3,5 Mm. bis 1,5 Mm. abgenommen. Unmittelbar darauf wurde der Nerv in 4,5 Ctm. Entfernung gereizt; die Erregung passirte, ohne vermindert zu werden, die früher gereizte Stelle. Darauf wurde der Nerv in 1,8 Entfernung während zwei Minuten 8 mal von neuem gereizt. Die Zuckung, welche zu Anfang der Reizung 1,5 Mm. war, sank zu Ende des Versuchs bis 0,4 Mm. Eine Reizung in 4,5 Ctm. Entfernung gab nun eine Zuckung von bloss 1,9 Mm. Höhe. Nachdem der Nerv jetzt 5 Minuten in Ruhe gelassen war, wurde die erste Stelle von neuem gereizt; die Zuckung erreichte eine Höhe von 2,3 Mm., mithin etwas weniger als die ursprüngliche Zuckung, und sank nach 5 Minuten langer Reizung auf 0,9 Mm. Es ist möglich, dass dieser letztere Reizungsversuch nicht genau dieselbe Stelle traf, die das erste Mal gereizt wurde. Jetzt gab die Stelle 4,5 Ctm. keine Zuckung weiter, während die Stelle 1,3 eine recht grosse solche, 2,9 Mm., gab. Nach 12 Minuten langer Ruhe fing jedoch die Stelle 4,5 an Zuckungen zu geben. Sie waren anfangs ganz klein, stiegen aber bei Reizungsversuchen die von 5 zu 5 Minuten wiederholt wurden, allmälich bis zur ursprünglichen Höhe, wie aus der folgenden Zusammenstellung zu ersehen ist:

N:o.	Zeit.	Z.
1.	1,37. n. M.	0,7.
2.	1,43.	1,1.
3.	1,48.	1,7.
4.	1,53.	3,3.

Siehe die Abbildung Fig. 3, Taf. 5.

Versuch 41. Während circa 10 Minuten wurde ein Nerv in 1,5 Ctm. Entfernung mit dem Gewicht 0,485, von 7,2 Mm. Höhe fallend, gereizt. Der Muskel, belastet mit 22,9 Gr., gab zuerst eine Zuckung von 3,9 Mm. und nach 41 Zuckungen war die Zuckung nur 0,7 Mm. Bei unmittelbar hierauf in 4,5 Ctm. Entfernung vom Muskel angestelltem Versuch wurden nur kleine Zuckungen erhalten, die nach 12 Minuten langem Warten doch nicht höher wurden. Dagegen erhielt ich in 2,5 Ctm. Entfernung Zuckungen von 2 Mm. Höhe, welches beweist, dass die Erregung, wenn auch etwas vermindert, doch die zuerst gereizte Stelle passiren konnte und dass die Unempfindligkeit am Plexus von irgend einer nicht näher untersuchten Anomalie herrühren musste.

Versuch 42. In 1,8 Ctm. Entfernung wurde ein Nerv 15 Minuten hindurch mit dem Gewicht 0,485, von einer Höhe von 7,1 Mm. fallend, gereizt. Der

Muskel war mit 22,9 Gr. belastet. Die Temperatur 18°,5 C. Die Muskelzuckungen, 57 an Anzahl, nahmen allmälich von 3,5 Mm. bis 1,7 Mm. ab. Unmittelbar hierauf wurde in der Entfernung von 4,5 Ctm. gereizt, wobei die Zuckung minimal war. Nach 15 Minuten war die Zuckung etwas grösser = 0,5 Mm., eine grössere aber kam während der noch folgenden 10 Minuten nicht vor. Dagegen wurden in 1,3 Mm. Entfernung starke Zuckungen erhalten.

Versuch 45. In 3,3 Ctm. Entfernung wurde ein Nerv mit dem Gewicht 0,485 von 7,6 Mm. Fallhöhe gereizt. Die Belastung des Muskels 22,9 Gr., die Temperatur 18° C. Während 14 Minuten geschahen 66 Reizungen, während welcher Zeit die Zuckungen von 2,8 Mm. bis 1,4 Mm. sanken. Nach einer Ruhe von 6 Minuten geschahen neue Reizungsversuche, ohne dass der Apparat von seiner Stelle bewegt wurde. Während 2 Minuten fanden 11 Reizungen statt; die erste war 1,5 Mm.; die übrigen nahmen recht schnell bis zu minimalen Zuckungen ab.

Versuch 47. In 1,8 Ctm. Entfernung ward der Nerv mit dem Gewicht 0,485, bei 7,3 Mm. Fallhöhe, 11 Minuten hindurch gereizt. Muskelbelastnng 22,9 Gr., Temperatur 19° C. Die Anzahl der Zuckungen war 81, sie sanken von 3 Mm. bis Null. Nach 14 Minuten langer Ruhe wurde dieselbe Stelle gereizt, wobei eine ziemlich starke Zuckung von 1,9 Mm., darauf aber nur schwache und Null erhalten wurden. Nach 10 Minuten geschahen wieder einige Versuche, wobei gleichfalls eine Anzahl Zuckungen erhalten wurden. Eine hierauf bei 2.8 Ctm. Entfernung unternommene Reizung passirte jedoch nicht die früher gereizte Stelle.

Versuch 48. Der Nerv wurde während 23 Minuten in 1,5 Ctm. Entfernung mit dem Gewicht 0,485 in 7,3 Mm. Fallhöhe gereizt. Der Muskel war mit 22,9 Gr. belastet, die Temperatur 19° C. Die Zuckungen, deren Anzahl über 190 betrug, nahmen von 3,5 Mm. bis nahezu minimal ab. Bei Reizung in 3,5 Ctm. Entfernung, die unmittelbar darauf unternommen und 3 bis 4 Minuten fortgesetzt wurde, während welcher Zeit 18 Reizungen geschahen, zeigte es sich, dass die Erregung anfangs an Intensität durch die davor gelegene gereizte Stelle abnahm, bald aber stiegen die Zuckungen bis 2,8 Mm., welches als ungefähr normal betrachtet werden kann. Hierauf ward zu der Stelle 1,5 Ctm. unmittelbar zurückgekehrt und diese einige mal gereizt, bis keine Zuckung mehr auftrat, wobei die Grösse der Zuckung nach drei Reizungen von 2,2 Mm. bis auf Null fiel. Nachher wurde controllirt dass die Erregung, obschon auf 1,5 Mm. vermindert, die Stelle passiren konnte, worauf dieselbe Stelle nach einer Weile (3 Minuten) von neuem irritirt wurde; sie

gab bloss zwei Zuckungen von resp. 1,3 und 0,9 Mm. Höhe, worauf das Gewicht noch 10 mal fallen gelassen wurde, ohne dass eine Zuckung mehr zu bemerken war. Unmittelbar darnach ward bei 3,5 Ctm Entfernung gereizt und nur unbedeutende Zuckungen hervorgerufen. Auch 5 Minuten später waren sie minimal, nach ferneren 5 Minuten aber stiegen sie auf 1 Mm.

Versuch 49. $T = 17^{0},5$ C. $H = 7,6$. $V = 0,485$. $W = 22,9$.

N:o.	Zeit Minuten.	*E.*	Anzahl Reizungen.	Auzahl Zuckungen.	Höhe d. ersten Zuck.	Kleinste Zuckung.	Zeit zwischen die Reizungen. Minuten.	
1	3	4,3	8	8	3,2	2,7	—	
2	5	2,3	20	20	3,2	3,2	—	
3	2	4,3	5	5	2,7	2,2	—	
4	5	2,3	20	20	2,8	1,6	—	
5	2	4,3	5	5	2,4	2,4	—	
6	5	2,3	20	20	2,7	1,9	—	
7	2	4,3	5	5	2,5	2,2	1	
8	5	2,3	20	8	2,3	1,3	—	Ein Tropfen Wasser wurde zum Präparat hinzu gesetzt.
9	2	4,3	5	5	2,0	1,4	—	
10	2	2,3	20	8	1,9	0,	—	
11	2	4,3	5	5	2,2	1,4	—	
12	6	2,3	40	21	3,0	0,	—	
13	1	4,3	5	0	0,	0,	3	
14	2	4,3	5	5	1,8	1,6	—	
15	3	2,3	30	5	2,0	0,	—	
16	2	4,3	5	0	0,	0,	3	
17	1	4,3	1	1	1,1	0,	2	
18	1	4,3	2	2	1,0	0,	—	

Als erstes Resultat dieser Versuche, von denen der Versuch 45 in Fig. 4 Taf. 5 abgebildet ist, ergiebt es sich, dass die Nerven auch dicht auf einander folgende mechanische Stösse recht gut aushalten. Bei diesen wiederholten Versuchen wurden einige Eigenthümlichkeiten beobachtet, die eine nähere Beachtung verdienen.

Wenn man eine und dieselbe Nervenstelle kurz nach einander reizt, so bemerkt man oft wie die Zuckungen grösser und grösser werden, bis zur dritten und vierten Zuckung, bei denen die Höhe der Zuckung eine Zeit lang fortdauert constant zu sein. Als Beispiel will ich unter den vielen Maassen, die citirt werden könnten, einige wenige anführen.

Versuch 32.

N:o.	Z.
1.	2,3.
2.	2,6.

Versuch 45.

N:o.	Z.
1.	2,4.
2.	2,8.

Versuch 47.

N:o.	Z.
1.	1,8.
2.	2,4.
3.	3,0.

Versuch 37.

N:o.	Z.
1.	2,3.
2.	3,0.
3.	3,0.
4.	3,5.

Versuch 51.

N:o.	Z.
1.	2,7.
2.	2,7.
3.	3,2.

Bei Reizung nach einem Aufenthalt von zwei, drei Minuten bemerkt man bei Wiederholnng von Reizen einer und derselben Intensität keine ähnliche Zunahme der Grösse der Erregung. Die Ursache dieser Erscheinung muss daher in der binnen kurzer Zeit wiederholten Reizung gesucht werden. Dergleichen wiederholten Reizungen scheinen somit eine Veränderung in der Structur des Nervs herbei zu führen, welche ihn in den Stand setzt gegen einen und denselben Reiz stärker zu reagiren. Dass so erreichte Maximum hällt sich während längerer Zeit constant, bevor in Folge von Ermüdung des Nervs die Muskelzuckungen schwächer zu werden beginnen. Dass Letzteres eine Folge von Ermüdung des Nervs und nicht des Muskels ist, wird vollständig erwiesen dadurch, dass der Muskel bei Reizung unterhalb der gereizten Stelle eine vollkommen normale, der Intensität des angewandten Reizes entsprechende Zuckung giebt.

Eine Erklärung dieser Erscheinung kann, glaube ich, gesucht werden in der den Nerven innewohnenden Eigenschaft, beim Dehnen und Spannen mehr oder weniger functionsfähig zu werden, je nach dem Grade der Dehnung und Spannung, welcher sie ausgesetzt sind.

Durch directe Versuche bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Irritabilität bei den Nerven dadurch, dass sie einem gelinden Druck ausgesetzt werden, vergrössert wird. Ich habe diese Vergrösserung nicht numerisch bestimmt, sondern sie bloss derart dargelegt, dass ich mit einem meiner Ge-

wichte auf den Nerv einen Druck ausgeübt und unmittelbar darauf ihn in mechanischer Weise laut der in dieser Abhandlung beschriebenen Methode auf derselben Stelle gereizt habe. Hiebei darf der Druck natürlich nicht zu hoch sein, denn die Functionsfähigkeit des Nervs wird, wie lange bekannt, durch einen stärkeren Druck herabgesetzt.

In ähnlicher Weise wirkt auch eine Dehnung des Nervs: eine gelinde Dehnung erhöht seine Irritabilität, eine stärkere setzt dieselbe herab. Wie bereits vor mehr als funfzehn Jahren von Valentin [1]) bemerkt wurde, wirkt eine Dehnung des Nervs analog einem vermehrten Druck auf denselben, indem durch die Dehnung die Nervenhäute das weichere Mark von der Seite zusammendrücken und das Mark wiederum zusammendrückend auf den Achsencylinder wirkt. Alle in Bezug auf diesen Gegenstand bis her unternommenen Versuche — ausser Valentin haben Haber, Ranke & Cornet, Schleich, Tutschek, Conrad und Vogt [2]) in dieser Richtung gearbeitet — leiden indessen an einem gemeinschaftlichen Fehler; sie haben im allgemeinen eine höhere Belastung des Nervs angewandt und den niedrigeren Belastungen nur untergeordnete Aufmerksamkeit gewidmet, wesshalb auch Vogt die Resultate aller dieser Forschungen in folgender Weise hat zusammenfassen können: „durch eine jede stärkere Dehnung des Nervenstammes wird die Irritabilität desselben sowohl centripetal als auch centrifugal herabgesetzt“. Wie man sieht, berücksichtigt dieser Verfasser die niedrigeren Grade der Dehnung gar nicht, und man kann mit Recht behaupten, dass diese Unterlassung eine vollständige Consequenz ist der geringen Aufmerksamkeit, die seine Vorgänger der Frage gewidmet haben. Schon Haber aber, so wie Ranke & Cornet betonten jedoch eine Erhöhung der Irritabilität bei einem gewissen Grade von Dehnung, ohne indessen dieselbe mit Ziffern zu beleuchten, welche den hiezu nöthigen Grad der Dehnung so wie den Einfluss desselben gezeigt hätten. Valentin erwähnt mit keinem Wort eine erhöhte Irritabilität, aus dem Grunde, weil er bei seinen Versuchen den geringeren Grad von Dehnung, bei welchem sie eigentlich hervortritt, nie benutzte. Schleich fand in der That bei gewissen Belastungen eine erhöhte Ir-

---

[1]) Valentin, Physiologische Pathologie d. Nerven, II. S, 236—248. 1864.

[2]) Haber, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1859, S. 109. Ranke & Cornet, in Ranke, die Lebensbedingungen der Nerven, S. 122. 1868. Schleich, Zeitschrift für Biologie VII, S. 379 - 394. 1871. Tutschek, Ein Fall von Reflexepilepsie geheilt durch Nervendehnung Inaug. Diss. München, 1875. Conrad, Experimentelle Untersuchungen über Nervendehnung. Inaug. Diss. Greifswald, 1876. Voot, Die Nervendehnung als Operation in der chirurg. Praxis. S. 5—6. 1877.

ritabilität, obgleich er die Erscheinung näher und systematisch nicht untersuchte, sondern es mehr als etwas Zufälliges betrachtete, weshalb auch er die höheren Belastungen und die dabei auftretende verminderte Irritabilität fast ausschliesslich beaufmerksamte. Sowohl Tutschek als auch Conrad haben ebenso bei gewissen Belastungen eine erhöhte Irritabilität gefunden, obgleich keiner von ihnen dieselbe näher berücksichtigte und ihre Versuche ausserdem die genauere Bestimmung des Grades der Erhöhung nicht bezweckten.

Mit mechanischen Irritamenten sind, so viel ich weiss, keine Untersuchungen gemacht worden.

Meine Versuche über die Wirkung mechanischer Reize bei verschiedener Dehnung des Nervs sind nicht besonders viele gewesen, denn sie geschahen nach Mitte November vergangenen Jahres, als meine Frösche fast zu Ende gingen. Ich halte indessen die von mir erreichten Resultate für vollkommen beweisend, denn dieselben Erscheinungen zeigten sich constant bei allen von mir gemachten verschiedenen Versuchen, und die Versuchsmethode an und für sich gab auch keine Veranlassung zu irgend welchen Einwendungen.

Um den Nerv zu dehnen, benutzte ich ungefähr dieselbe Methode wie Valentin, nämlich den Nerv in horizontaler Richtung zwischen seinen beiden natürlichen Endpunkten, die Muskelinsertion und das Rückenmark, auszudehnen. Ich präparirte daher den Nerv wie gewöhnlich mit Beibehaltung des Rückenmarks, befestigte das Femur an der Klammer und breitete den Nerv auf dem Fallapparat aus — alles ganz ebenso wie bei meinen übrigen Versuchen. Darauf befestigte ich vermittelst einer krummen Nadel am Rückgrat eine Schnur, die über eine vom hinteren Theil meines Fallapparats ausgehende Scheibe (siehe die Figg. auf Taf. 1—3) ging, und an ihrem freien Ende eine Wagschaale von 3,5 Gr. Gewicht trug. Vermittelst Belastung mit verschiedenen Gewichte konnte nun der Nerv gedehnt werden. Damit er aber von seinem Bett nicht gehoben werden sollte, welches stets der Fall war, wenn man keine anderen Kunstgriffe anwandte, musste man denjenigen Theil desselben, der vom Reiz getroffen werden sollte, so heben, dass er bei allen Graden der Dehnung auf einer festen Unterlage zu liegen käme. Dieses gelang mir, indem ich unter den Nerv eine Scheibe aus Spiegelglas von verschiedener Länge je nach der eigenen Länge des Nervs legte. Diese Scheibe war nur so lang, dass das Rückgrat unter derselben lag. Bei der Dehnung ward der Nerv durch das Rückenmark schief nach unten gezogen und kam solcherart die ganze Zeit wirklich auf seinem Bett zu liegen. Eine Abbildung der Ver-

suchsanordnung sieht man in Fig. 7, Taf. 4. Damit der Nerv nicht trocknen sollte, setzte ich zu demselben eine 0,5 procentige Chlornatriumlösung hinzu.

Hier folgen einige Versuche über die Bedeutung der Dehnung.

Versuch b. 70.

$T = 17^0$. $L = 6{,}5$. $E = 0{,}5$. $V = 0{,}485$ $W. = 22{,}9$. $H = 3{,}2$.

N:o	Belastung des Nervs.		Z.
1.	die Wagschaale (v) allein	= 3,5 Gr.	1,3.
2.	$v + 5$ Gr.	= 8,5 „	1,8.
3.	$v + 10$ „	= 13,5 „	2,0.
4.	$v + 15$ „	= 18,5 „	2,3.
5.	$v + 20$ „	= 23,5 „	2,9.

Versuch b. 71.

$T = 17^0$. $L = 6{,}5$. $E = 2{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 4{,}6$.

N:o	Belastung des Nervs		Z.
1.	die Wagschaale (v)	= 3,5 Gr.	1,7.
2.	$v + 10$ Gr.	= 13,5 „	2,0.
3.	$v + 20$ „	= 23,5 „	2,1.
4.	$v + 25$ „	= 28,5 „	2.3.

Versuch b. 72.

$T = 17^0{,}5$. $L = 6$. $E = 1{,}25$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$.

N:o	Belastung		Z.
1.	die Wagschaale (v)	= 3,5 Gr.	minimal.
2.	$v + 5$ Gr.	= 8,5 „	0,3.
3.	$v + 10$ „	= 13,5 „	0,7.
4.	$v + 15$ „	= 18,5 „	1,0.

Die Versuche *b.* 70 und *b.* 71 sind in Figg. 5 und 6, Taf. 4 abgebildet; die Abskissen bedeuten dort die Belastung des Nervs, die Ordinaten die Höhe der Muskelzuckung, 5 mal vergrössert.

Diese Versuche zeigen unwidersprechlich, dass die Irritabilität des Nervs bei geringer Belastung in der That steigt. Ich habe mich auch überzeugt, dass dieselbe bei höherer Belastung wiederum sinkt. Diesen letzteren Theil der Einwirkung der Dehnung als durch die oben citirten Untersuchungen vollkommen bewiesen erachtend, habe ich ausschliesslich die vermittelst geringerer

Gewichte zuwegegebrachten Veränderungen der Irritabilität berücksichtigt. Bei allen Versuchen, die ich gemacht, hat es sich constant erwiesen, dass bei einer Belastung von bis zu 20 à 25 Gr. — das Gewicht der Wagschaale einberechnet — die Irritabilität in recht hohem Grade gestiegen ist.

Diese Versuche sind sehr leicht zu controlliren. Man braucht nur einen Nerv mit einem Gewicht von z. B. 20 Gr. zu belasten und ihn zu reizen. Für einen und denselben Reiz erhält man eine Muskelzuckung, die in den meisten Fällen um mehr als die Hälfte grösser, als diejenige des unbelasteten Nervs, und bisweilen sogar doppelt so gross und noch grösser ist. Der Nerv erholt sich nach einem solchen Versuch binnen sehr kurzer Zeit, so dass man die den Nerv dehnende Wagschaale bloss zu unterstützen braucht, um fast unmittelbar nach der bei höherer Belastung erhaltenen stärkeren Muskelzuckung eine schwächere zu bekommen; um zu gelingen dürfen diese Versuche jedoch nicht zu rasch nach einander gemacht werden, denn die vermehrte Irritabilität erhält sich stets eine gewisse Zeit, nachdem die dehnende Kraft zu wirken aufgehört hat. Diese Veränderungen in der Belastung kan man vielfach wiederholen, ehe die Nachwirkung der Dehnung des Nervs so stark wird, dass sie keine bestimmten Resultate mehr geben. Die bisher bekannten Ergebnisse der Nervendehnung können somit dahin vervollständigt werden, dass:

bei einer gelinden Dehnung von 0 bis zu 20 à 25 Gr. die Irritabilität des Nervs sich in steter Zunahme befindet, dass sie aber abnimmt, sobald die Belastung noch ferner vergrössert wird.

Diese Erscheinungen der Einwirkung eines vergrösserten Drucks und einer vermehrten Dehnung auf den Nerv gestatten eine vollständige Erklärung aller Phänomene, welche die Ermüdung und Erholung des Nervs nach mechanischer Reizung zu begleiten pflegen.

Wie bereits erwähnt, besteht einige Zeit hindurch, nachdem die Dehnung oder der Druck aufgehört haben, die hierdurch hervorgerufene Irritabilitätsveränderung. Man ist daher zu der Annahme berechtigt, dass eine mit Dehnung und Spannung analoge Elasticitätsveränderung des Nervs jedesmal, wenn er von dem herabfallenden Gewicht erregt wird, auftritt. Mit anderen Worte, der Nerv bietet einer folgenden, schnell darauf stattfindenden Reizung eine veränderte Elasticität dar, als er sie ursprünglich besass, und das Resultat ist entweder eine Vergrösserung oder Verminderung der Muskelzuckung, je nachdem die erste Reizung stärker oder schwächer gewesen ist. Nun darf man zwar, ohne eine allzu schnelle Schlussfolgerung zu befürchten, annehmen dass ein mittelstarker

mechanischer Reiz auf den Nerv keinen stärkeren Druck ausübt, als dass die hierauf übrig bleibende Elasticitätsveränderung nicht grösser wird, als dass das Resultat eine vermehrte Erregbarkeit bei dem Nerv ist.

Sobald also die Schläge schnell nach einander folgen, wird eine jede folgende Zuckung stärker bis zu einem gewissen Punkt, bei welchem der für die Function des Nervs günstigste Grad von Elasticitätsveränderung eingetreten ist. Auf diesem Stadium erhält sich der Nerv eine gewisse Zeit. Nach einige Zeit hindurch fortgesetzter Reizung wird jedoch die Veränderung immer grösser; der Nerv gelangt solcherart zu einem Stadium, in welchem seine Irritabilität immer mehr abnimmt, bis dieselbe schliesslich ganz aufgehoben ist. Durch diese Betrachtungen liesse sich die Ermüdung des Nervs bei wiederholter mechanischer Reizung vollständig erklären.

Die Ursache der anfangs gesteigerten Irritabilität sowie der darauf eintretenden Ermüdung des Nervs würde also in der durch das mechanische Irritament erzeugten Veränderung der Elasticität desselben liegen.

Diese Erklärung der Ermüdung nach mechanischer Reizung wird durch einige andere bei den Experimenten auftretenden Erscheinungen bestätigt. Eine derselben ist, dass die Irritabilität in ausgeschnittenen Nerven oft recht leicht nach zeitweiliger Ruhe wiedergestellt wird, und dass eine solche vermehrte Irritabilität nicht bemerkt werden kann, sobald man mit einzelnen mechanischen Stössen bei Beobachtung einer geeigneten Zwischenzeit, 3 bis 5 Minuten, reizt. Meine Versuche mit Nervendehnungen haben gezeigt, dass die Nerven sich nach einer Dehnung, welcher sie ausgesetzt gewesen, recht leicht erholen, so dass man den Nerv zu wiederholten Malen dehnen und ihn wiederum davon befreien kann, so wie dass man Gelegenheit hat zu sehen, wie in diesem Falle die Zuckungen je nach den verschiedenen Graden der Dehnung constant wechseln. Bei schnell auf einander folgenden Versuchen hat die Elasticitätsveränderung nicht Zeit sich von dem einen Versuch zum andern auszugleichen, sondern besteht bis zum folgenden, während bei Versuchen mit genügender Zwischenzeit die Elasticitätsveränderung während des Zeitraums zwischen einer jeden Reizung sich leicht ausgleicht.

Auch die Erscheinungen bei der Erholung des Nervs unterstützen diese Erklärung. Bereits Bernstein's Versuche zeigten, wie nach längere Zeit hindurch fortgesetzter mechanischer Reizung der Nerv sich verhältnissmässig leicht erholt[1]). Irgend eine ausführlichere Versuchsserie um die Curve, in welcher

[1]) Bernstein, Archiv für die ges. Physiologie, XV S. 305—307. 1877.

die Nervenleitung rehabilitirt wird zu ermitteln habe ich nicht unternommen, weil Umstände hiebei an die Hand zu geben scheinen, dass Bernsteins Resultate im Ganzen richtig sind. Mit denselben stimmen auch die von mir in dieser Beziehung gemachten Versuche überein; eins derselben findet sich in Fig. 3, Taf. 5 abgebildet. Die hierher gehörenden Zifferzahlen befinden sich hier oben S. 36.

In welcher Art die durch einen Stoss hervorgebrachte örtliche Elasticitätsveränderung sich rückbildet, darüber giebt weder dieses Experiment eine Erklärung noch hat Bernstein in seiner obencitirten Untersuchung sich darüber näher ausgesprochen. Einige von mir angestellten Versuche beleuchten die Frage wenigstens theilweise, obgleich sie die Möglichkeit einer anderen Erklärung nicht ausschliessen.

Wenn ein Nerv so lange gereizt worden, dass er gegen eine mechanische Reizung kaum oder gar nicht mehr reagirt, auch die näher zum Plexus ihm zugeführte Reizung nicht anders als in äusserst vermindertem Grade durchlässt, so sieht man, wenn man der zuerst gereizten Stelle einige Tropfen Wasser zuführt, wie die Erregbarkeit ihre frühere Stärke fast unmittelbar wieder erlangt, und wie die Leitung im Nerv von neuem hergestellt wird. Es sieht daher aus, als ob die Wiederherstellung der in Folge wiederholter Reizung einer und derselben Nervenstelle unterbrochenen Nervenfunctionen durch irgend eine Art Diffusion in solcher Weise vor sich gehen würde, dass die durch die Schläge zusammengedrückten Nervenfibrillen durch Aufquellen in Wasser ihre normale Form von neuem annehmen. Wenn, wie ich hier oben zu zeigen gesucht habe, der Hauptgrund der Ermüdung nicht in Anderem liegt, als in der örtlichen Veränderung der normalen Elasticität des Nervs, so hängt natürlicherweise die Erholung derselben von allen den Umständen ab, welche diese normale Elasticität von neuem herstellten. Die Nutritionsstörung und ihre Ausgleichung scheinen hiebei von verhältnissmässig untergeordneter Bedeutung zu sein, weil der Stoffwechsel in einem ausgeschnittenen Nerv nicht für besonders gross angesehen werden darf, und es sich auch nicht recht erklären lässt, weshalb die Zuführung einiger Tropfen Wasser dieselbe in so kurzer Zeit beschleunigen könnte. Dagegen ist es leichter zu erklären, wie diese zugeführte Wasserquantität eine schnellere Herstellung der normalen physischen Eigenschaften der Nervenfibrillen gestattet. *Nach allem diesem zu urtheilen, würden bei mechanischer Reizung sowohl die Ermüdung als die Erholung des Nervs von physischen (nicht chemischen oder nutritiven) Processen in der Nervensubstanz abhängen.*

Der vorhergehende Erklärungsversuch beschränkt sich bloss auf die Erklärung der Ermüdungserscheinungen bei mechanischer Reizung; zugleich will ich hervorheben, dass aus dieser Erklärung es sich nicht herausstellt, weshalb eine Nervenerregung nicht im Stande ist eine solche ermüdete Stelle zu passiren. Letztere Frage bedarf zur Beantwortung eingehender Untersuchungen. Es hat indessen den Anschein, als ob die Molekülen in den Nervenfibrillen einer gewissen Schwingungsamplitude bedürften um normal zu functioniren, und dass eine stärkere Compression ein Hinderniss dawider ausmachte. Die Frage muss jedoch eingehend untersucht werden, bevor eine Lösung derselben, ohne Aufstellung allzu leichtsinniger Hypothesen, sich denken liesse.

Von gewisser Bedeutung für die Erklärung der Art und Weise, in welcher die mechanischen Reize wirken, ist auch der Umstand, dass bei diesen so zahlreichen und dicht auf einander folgenden Reizungsversuchen *nie* ein richtiger Tetanus auftrat, obgleich ein klonischer Krampf sich im Muskel zuweilen zeigte. Solches beweist, dass die Reizfrequenz nicht so gross war, als dass ein ordentlicher Tetanus entstehen könnte, und ferner, dass eine jede einzelne mechanische Reizung keine grössere molekuläre Störung im allgemeinen hervorbringt, als die zur Erzeugung einer einzigen Muskelbewegung erforderliche, oder, mit anderen Worten, *durch den einem Nerv treffenden mechanischen Stoss werden im allgemeinen keine stärkeren Nervenprocesse ausgelöst, als diejenigen, die durch einzelne electrische Stromstösse erzeugt werden.*

Als ferneren Beweis für meine physicalische Theorie der Ermüdungserscheinungen muss die vollkommen örtliche Natur der Ermüdung hervorgehoben werden. Ist ein Nerv an einer bestimmten Stelle bis zur vollständigen Ermüdung gereizt, so reagirt derselbe jedoch ganz normal einer Reizung gegenüber, die ihn weiter unten trifft, wie nahe man diese Stelle zu der ursprünglich gereizten auch wählt. Solches deutet darauf hin, dass die Ermüdung etwas vollkommen örtliches ist; es lässt sich begreifen, dass dergleichen Verhältnisse durch eine physische Zusammendrückung oder Dehnung entstehen können, ganz unmöglich aber ist es zu glauben, dass eine ähnliche Erscheinung stattfinden würde, falls die Ermüdung von vorzugsweise chemischer Natur wäre. Denn in diesem Falle müssten die „ermüdenden Stoffe“ sich einigermaassen auf die übrigen Theile der Nervensubstanz verbreiten und die Erregbarkeit auch derselben vermindern, welches sie jedoch nicht thun. Diese der mechanischen Nervenreizung entnommenen Beobachtungen werden bestätigt durch Bernstein's Untersuchungen über das Ermüdungsphänomen, nach denen bei electrischen Ermüdungsversuchen der an einer Stelle ermüdete Nerv von einer niedriger ge-

legenen Stelle eine nahezu gleich grosse Muskelzuckung giebt, als die von der früher gereizten Stelle ursprünglich erhaltene [1]).

Hiedurch wird in gewissem Maasse Hermann's Hypothese bestätigt, nämlich dass die Nerven im Leben, wobei sie den Functionszustand nur leiten, in der That gar nicht ermüden, sondern dass die Ermüdung in normalem Zustande bloss von den mit den Nerven verbundenen Organen herrührt [2]).

Diese Ansichten streiten vollkommen wider die von Ranke ausgesprochenen. Es bleibt mir übrig zu zeigen, dass sie mit den feststehenden Resultaten, zu denen die Wissenschaft in diesen Fragen gelangt ist, nicht unvereinbar sind.

Zugleich mit Ranke's muss ich daher hier auch Bernstein's Forschungen auf diesem Gebiet behandeln, weil die beiden genannten Gelehrten die einzigen sind, welche die Frage von der Ermüdung und Erholung der Nerven eingehend behandelt haben.

Ranke hat selbst seine Theorie von der normalen Ermüdung der Nerven in folgender Art zusammengefasst. „Der Nerv enthält in sich einen Stoffvorrath, auf dessen Kosten er seine Erregbarkeit erhält, die Dauer der Erregbarkeit ist von der Grösse dieses Stoffvorrathes abhängig. Dieser Stoffvorrath besteht aus oxydirbaren und oxydirenden Stoffen, der Nerv ist dadurch für eine bestimmte Zeit von allen Ernährungsbedingungen unabhängig, er braucht zu seinem Leben für eine gewisse Zeit weder die Aufnahme von oxydirbaren noch oxydirenden Substanzen (Sauerstoff). Der Nerv ist im Stande durch innere Vorgänge seine Erregbarkeit zu modificiren. Solche Änderungen treten z. B. bei der Nervenarbeitsleistung ein und bestehen in Ansteigen der Erregbarkeit über die Norm und durch Absinken derselben unter die Norm. Gleichzeitig sehen wir durch die Arbeitsleistung die chemische Reaction des Nerven von einer neutralen (oder schwach alkalischen) in eine immer stärker werdende saure Reaction verwandelt. Das Auftreten dieser Säure ist der Grund für die veränderte Nervenerregbarkeit, wir sind im Stande durch künstliche Säuerung des lebenden Nervs ganz in analoger Weise seine Erregbarkeit zu verändern: die erste Wirkung der Säuren ist eine Erhöhung der Erregbarkeit, die zweite eine Herabsetzung derselben. Aus der genannten primären Steigerung der Erregbarkeit und der darauf folgenden Erregbarkeitsverminderung setzt sich das Phänomen der Nervenermüdung zusammen. Die im Nerven in Folge der Arbeitsleistung auftretenden Säuren müssen als „ermüdende Substanzen“ für den Nerven bezeichnet werden“ [3]).

[1]) Bernstein, Archiv f. die ges. Physiologie XV, S. 299. 1877.
[2]) Hermann, Handbuch d. Physiologie II, 1, S. 135. 1879.
[3]) Ranke, die Lebensbedingungen der Nerven S. 120 ff. 1868.

Die Hauptpunkte in dieser Beweisführung für RANKE's Theorie liegen in der beim Functionszustande des Nervs auftretenden sauren Reaction, in dem Einflusse gewisser Reagentien, die auch bei der Thätigkeit des Nervs erzeugt werden sollen, auf die Irritabilität, und in der Analogie mit den Muskeln. Dass eine Schlussfolgerung, durch die man aus den Eigenschaften eines Gewebes auf diejenigen eines anderen schliesst, eigentlich nichts beweist, dürfte keine Auseinandersetzung brauchen. Was die zweite seiner Annahmen anbetrifft, so hat bereits HERMANN wider dieselbe geltend gemacht, dass die Erzeugung der „ermüdenden Stoffe" bei der Thätigkeit des Nervs keineswegs bewiesen ist; vorläufig lehren die aus diesen Stoffen hervorgehenden Erscheinungen nichts weiter, als dass die Irritabilität durch sie vermindert wird [1].

Die saure Reaction der Nerven, der Hauptpunkt in Beweisführung RANKE's, ist ein Gegenstand, worüber viel gestritten worden ist. Für meinen Theil muss ich auf die von HERMANN angeführten Gründe hin [2] es für bewiesen halten, dass die Nerven selbst thatsächlich eine saure Reaction annehmen, sobald sie vermittelst Electricität zum Tetanus gereizt werden. In dieser Erscheinung hat RANKE einen Beweis für seine chemische Ermüdungstheorie gesucht. Und doch hat er selbst gefunden, dass *beim Tetanus auf mechanischem Wege vermittelst Heidenhain's Tetanomotor keine saure Reaction bei den Nerven zu bemerken ist* [3].

Auch angenommen, dass die saure Reaction der Nerven für RANKE's Theorie als Beweis gelten könnte, kann sie doch nur für electrische, nicht aber für mechanische Irritamente gelten.

BERNSTEIN schliesst sich der Hauptsache nach RANKE's Theorie an und will sie auf alle Arten von Nervenreizung anwenden [4].

Sich auf die Erscheinung stützend, dass in welcher Weise auch die Ermüdung bei dem Nerv hervorgerufen worden, der Zeitverlauf des Erholungsprozesses in allen verschiedenen Fällen in einer und derselben Weise verläuft, glaubte er den Schluss ziehen zu können, dass der Prozess auch in qualitativer Beziehung einer und derselbe war, d. h. dass durch sämmtliche verschiedene Arten Einwirkungen, denen der Nerv ausgesetzt war, wesentlich identische Ermüdungsprozesse erzeugt werden und dass folglich auch der Erholungsprozess in allen Fällen identisch war.

---

[1] HERMANN, Handbuch der Physiologie II, 1 S. 135. 1879.
[2] HERMANN, ib. S. 136—138.
[3] RANKE, die Lebensbedingungen der Nerven, S. 15. 1868.
[4] BERNSTEIN, Archiv f. die ges. Physiologie, XV, S. 321 ff. 1877.

Obgleich er eingesteht, dass wir die chemischen Prozesse bei den Nerven im allgemeinen ganz unvollkommen kennen, hält doch Bernstein, hauptsächlich auf Grund der sauren Reaction der Nerven nach Tetanus, es für ziemlich klar, dass im Functionszustande eine fixe Säure sich bildet und dass auch bei den Nerven Kohlensäure entsteht.

Es geht jedoch dieser Autor nicht so weit wie sein Vorgänger. Er sagt ausdrücklich, dass obschon die Anhäufung und die Abscheidung der Absonderungsproducte offenbar in einem sehr nahen Zusammenhange mit Ermüdung und Erholung stehen, insofern als Ermüdung stets mit Anhäufung derselben, Erholung mit Abscheidung in Verbindung steht, so giebt es doch keine Beweise dafür, dass diese Prozesse die einzigen Ursachen hiezu sind. Man muss vielmehr auch die Menge der vorhandenen chemischen Spannkräfte aus theoretischen Gründen in Betracht ziehen. Denn wenn das Ermüdungsstadium eingetreten ist, so muss offenbar eine Abnahme der Spannkraft stattgefunden haben, d. h. ein Substanzverlust, aus welchem die Zertheilungsproducte sich gebildet, und, falls eine Erholung darauf folgt, so muss auch eine Zufuhr von Spannkraft, mithin eine Stoffvermehrung, eingetreten sein.

Zugleich mit den rein chemischen Prozessen müssen folglich auch physische Prozesse stattfinden; unter diesen ist es ein Diffusionsprozess, welcher die Aufnahme und die Absonderung von Stoffen herbeiführt. Inwiefern auch andere Molecularprozesse hiebei mit im Spiele sind, lässt der Verf. unentschieden.

Auch diese Betrachtungen scheinen meiner Erklärung der Ermüdung nach mechanischer Reizung nicht zu widersprechen. Bernstein's Gründe für die chemische Theorie stützen sich alle auf Erscheinungen, die bei electrischen Reizungsversuchen zu Tage getreten sind, und er hält sich für berechtigt dieselben auf Ermüdung nach jeglicher Art von Reizung anzuwenden, weil der Erholungsprozess in allen diesen, seinem Zeitverlauf nach, ungefähr derselbe ist. Dieser Grund scheint jedoch zu schwach zu sein, als dass er eine genügende Stütze ausmachen könnte für eine Theorie, die keine andere factische Unterlage besitzt, als diejenige, welche in den bei einer Art von Nervenreizung auftretenden Erscheinungen begründet ist.

Auch streiten zwei bei mechanischer Reizung recht bestimmt markirte Erscheinungen entschieden wider diese Theorie. Die eine ist die bereits früher erwähnte Eigenthümlichkeit, dass Nerven nicht nach mechanischer Tetanisirung saure Reaction annehmen, welches schon an und für sich beweist, dass ein chemischer Prozess bei mechanischer Reizung ziemlich unwahrscheinlich ist. Die zweite Erscheinung besteht darin, dass man auch an ausgeschittenen Ner-

ven, wenn man das Experiment sonst gut aufgestellt hat, die Erholung des Nervs beobachten kann, ohne dass diese weder durch Fortspülung der „ermüdenden Stoffe", noch dadurch sich erklären lässt, dass ein neuer Vorrath von Spannkraft zügeführt wurde, denn man hat schwer zu verstehen, wohin diese ermüdenden Stoffe hinkämen, oder von wo dieser neue Vorrath von Spannkraft herstamme, da es dem Nerv an einer jeden Circulation vollständig fehlt. Als weiterer Grund wider eine chemische Theorie für Ermüdung nach mechanischer Reizung kommt noch die Schnelligkeit hinzu, mit welcher der Nerv, sobald der irritirten Stelle etwas Wasser hinzu geführt wird, in seinen normalen Zustand von neuem übergeht. Dass die „ermüdenden Stoffe" so schnell fortgespült werden sollten, ist, meinem Dafürhalten nach, bei weitem nicht so leicht anzunehmen, als dass die durch die Schläge mit dem Gewicht zuwegegebrachte Elasticitätsveränderung durch die Zufuhr von Wasser ausgeglichen würde.

Demzufolge halte ich mich für berechtigt als Erklärungsgrund für die bei der Ermüdung und Erholung des Nervs nach mechanischer Reizung beobachteten Erscheinungen *die vermittelst der Schläge hervorgebrachte Veränderung der Elasticität des Nervs zu betonen.*

Viertes Kapitel.

Die Irritabilität eines und desselben Nervs an verschiedenen Stellen.

Soweit mir bekannt ist, haben bisher keine Untersuchungen betreffs des Verhaltens der Nerven bei mechanischer Reizung an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs stattgefunden. Es schien mir daher eine solche Untersuchung hier am Platz zu sein, namentlich da während der letzten Jahre manche Eigenthümlichkeiten in der Reaction der Nerven wider electrische Reizung an verschiedenen Stellen ihres Verlaufs an den Tag getreten sind, Eigenthümlichkeiten, welche, statt die Frage zu verdeutlichen, dieselbe nur noch verwickelter gemacht haben. Bei mechanischer Reizung lässt es sich annehmen, dass die Verhältnisse sich einfacher gestalten, und dass dadurch auch der eigentliche Kern der Frage leichter enthüllt würde.

Ich beginne damit einige Versuchsresultate mitzutheilen. Die Versuche stellte ich vollständig so auf, wie es im vorhergehenden Kapitel beschrieben ist, bloss mit der Abänderung, dass besondere Sorgfalt darauf verwendet wurde, dass alle vom N. ischiadicus ausgehende Nervenzweige so wenig als möglich

beschädigt wurden und das Durchschneiden derselben nur bei ihrer Insertion in den Muskel geschah. Übrigens fanden die Versuche in jeder besonderen Serie mit vollkommen gleich starken Reizen die ganze Zeit statt; der Electromagnet war dabei in einer und derselben Höhe befestigt, ohne während des ganzen Experiments im geringsten von seiner Stelle gerückt zu werden. Die nachfolgenden Versuche enthalten mithin Angaben über die Grösse der Muskelzuckung bei Reizung mit einem und demselben Reiz an verschiedenen Stellen des Nervs.

Dass diese Reize untermaximal waren, braucht kaum gesagt zu werden. Ich versuchte anfangs die bei dergleichen Untersuchungen gewöhnlichere Methode anzuwenden, nämlich bei einer jeden besonderen Stelle diejenige Stärke des Reizes aufzusuchen, welche eine minimale Zuckung giebt. Bald aber gab ich dies auf, weil das Aufsuchen des Reizes zeitraubend war — man bemerke, dass ich eine und dieselbe Nervenstelle überhaupt nicht öfter als nach je 3 oder 5 Minuten reizte — und es bei der Behandlung dieser Frage von Wichtigkeit war sich von den störenden Einflüssen, die bei dem allmälichen Absterben des Nervs auftreten, unabhängig zu machen.

Versuch 33.

$T = 19^0$ C. $L = 7$. $V = 0{,}485$. $H = 6{,}6$. $LK = 3{,}201$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,8.	1,2.	Plexus.
4,3.	1,2.	
3,8.	1,2.	
3,3.	1,3.	
2,8.	1,4.	
2,3.	1,8.	
1,8.	1,4.	

Versuch 34.

$T = 18^0$ C. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $L = 7$ Ctm. $H = 7{,}0$. $LK = 3{,}395$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,8.	1,9.	Plexus.
2,8.	1,9.	
1,3.	1,4.	

Versuch 37.

$T = 18^0{,}5$ C. $L = 7$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 7{,}4$. $LK = 3{,}589$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,8.	3,0.	Plexus.
3,8.	3,0.	
2,8.	2,5.	
1,8.	2,7.	

Versuch 52.

$T = 17^0{,}5$ C. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 6{,}9$. $LK = 3{,}347$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,5.	1,9.	Plexus.
3,5.	1,7.	
2,5.	1,6.	
1,5.	2,2.	

Versuch 53.

$T = 16^0{,}5$ C. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 3{,}5$. $LK = 1{,}698$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,5.	2,4.	Plexus.
3,5.	2,3.	
2,5.	2,4.	
1,5.	2,5.	

Versuch 56.

$T = 16^0{,}5$ C. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 3{,}1$. $LK = 1{,}504$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,8.	1,5.	Plexus.
3,8.	1,3.	
2,8.	1,4.	
1,8.	1,4.	

Versuch 58.

$T = 16^0$ C. $L = 6{,}75$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 2{,}8$. $LK = 1{,}358$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,5.	2,3.	Plexus.
3,5.	2,3.	
2,5.	2,3.	
1,5.	2,5.	
1.	2,4.	

Versuch 59.

$T = 16^0$ C. $L = 7$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 4{,}5$. $LK = 2{,}183$.

E.	Z.	Anmerkungen.
5.	2,4.	Plexus.
4.	2,3.	
3.	2,2.	
2.	2,4.	
1.	2,5.	

Versuch 61.

$T = 16^0$. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$.

a) $H = 2{,}8$. $LK = 1{,}358$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,8.	0,5.	Plexus.
4,3.	0,5.	
3,8.	0,3.	
3,3.	0,4.	
2,8.	0,5.	
2,3.	0,5.	
1,8.	0,5.	
1,3.	0,6.	

b) $H = 4{,}4$. $LK = 2{,}134$.

E.	Z.
4,8.	1,2.
4,3.	1,5.
3,8.	1,4.

3,3.	1,4.
2,8.	1,3.
2,3.	1,5.
1,8.	1,3.
1,3.	1,8.

Versuch 62.

$T = 16^0$ C. $L = 7$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 3$. $LK = 1{,}455$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,5.	0,6.	Plexus.
4.	0,8.	
3,5.	1,2!	
3.	0,5.	
2,5.	0,7.	
2.	0,6.	
1,5.	0,6.	
1.	0,7.	

Versuch 65.

$T = 16^0{,}8$. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 1{,}6$. $LK = 776$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,3.	1,3.	Plexus.
3,8.	1,2.	
3,3.	1,4.	
2,8.	1,2.	
2,3.	1,1.	
1,8.	0,9.	(bei Versuch paar Minuten früher,
1,3	1,3.	gab die Stelle 1,8 ein Zuckung von 1,2 Mm.)

Versuch 67 a.

$T = 15^0$ C. $L = 6{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 22{,}9$. $H = 3{,}8$. $LK = 1{,}843$.

E.	Z.	Anmerkungen.
4,5.	1,7.	
4.	1,8.	
3,5.	1,8.	
3.	1,7.	

2,5.	1,5.	
2.	1,8.	(bei Versuch paar Minuten später
1,5.	1,2.	gaben die Stellen 1,5 und 1, je eine
1.	1,5.	Zuckung von 1,8 Mm.)

Wenn man darauf Acht giebt, dass ich bei diesen Reizungsversuchen, aus Furcht vor den die Irritabilität verändernden Umständen, die bei Experimenten wie diese stets bedrohlich sind, den einen Reizungsversuch nach dem andern machte, und in einem jeden Falle das Gewicht nur *ein einziges Mal* herabfallen liess, damit die von mir hier oben erwähnte Steigerung der Irritabilität sich nicht geltend machen könnte, und also eine Reizung, bei welcher das Gewicht zufällig schief herabfiel, dessen ungeachtet als gut angesehen werden musste, so ergiebt es sich aus diesen Versuchen als vollständig bewiesen, dass

die Irritabilität für mechanische Reize an einem jeden Punkt des Nerven gleich gross ist.

Ich habe mich speciell bemüht zu ermitteln, in wiefern die von Budge[1]) entdeckten singuliären Punkte am Nerv, in denen eine erhöhte Irritabilität speciell hervortritt, von irgend welcher besonderen Bedeutung bei mechanischer Nervenreizung seien. Zu diesem Zweck machte ich besondere Versuche, bei denen ich den Nerv unmittelbar ober- und unter-halb der Austrittsstelle eines grösseren Nervenzweiges reizte. Es ergab sich jedoch vollkommen constant, dass die Irritabilität an diesen Punkten nicht die geringste Unregelmässigkeit oder Abweichung von dem hier oben formulirten Resultat zeigte.

Die früheren der hier mitgetheilten Versuche N:o 33, 34, 37 und 52 haben eine grössere Unregelmässigkeit aufzuweisen, als die übrigen, welche die eigentlich beweisenden und entscheidenden sind. Ich habe sie angeführt um zu zeigen, wie man, wenn die grösste Genauigkeit bei Aufstellung des Versuchs, beim Abpassen des Gewichts u. s. w. nicht beobachtet, Resultate erhalten kann, die nicht in jeglicher Beziehung befriedigend sind. Mit grösserer Uebung und bei möglichst vorsichtiger Anordnung des Ganzen gelangt man, wie aus allen den anderen Versuchen hervorgeht, zu vollkommen beweisenden Resultaten.

Bei einigen meiner Versuche habe ich eine mässige Vergrösserung der Muskelzuckung bei der Annäherung zur Peripherie wahrgenommen. Diese Vergrösserung beträgt bei Versuchen, die mit frisch angefertigen Präparaten

---

[1]) Budge, Frorieps Tagesberichte 1852. S. 348.

gemacht werden und bei denen man die einzelnen Nervenstellen in schneller Reihenfolge die eine nach der anderen reizt, nicht mehr als 1 höchstens 2 Zehntel eines Millimeters, mithin nahezu innerhalb die Grenzen der Versuchsfehler fallend. Dagegen findet man bei Nerven, die eine längere Zeit hindurch ausgeschnitten waren, dass die Irritabilität gegen die Peripherie hin grösser ist, als bei frischen Nerven, und setzt man die Versuche längere Zeit fort, so sieht man, wie die Irritabilität näher zum Muskel hin in immer höherer Proportion zunimmt. Es ist natürlich, dass den bei einem lange blossgelegten Nerv auftretenden Erscheinungen keine Beweiskraft denjenigen gegenüber, die bei Versuchen mit frischen Nerven sich ergeben, zugesprochen werden kann. Ich wollte dieselben erwähnen, damit die Versuchsbedingungen, unter denen das hier angeführte Grundphänomen hervortritt, vollkommen präcisirt sein möchte.

Die Erklärung einer solchen Steigerung der Irritabilität des Nervs näher zum Muskel hin kann, glaube ich, in zwei verschiedenen Umständen gesucht werden: 1) das allmälich eintretende Absterben des Nervs, welches nach dem Ritter-Valli'schen Gesetz vom Centralapparat beginnt, und 2) dass die näher zum Muskel hin liegenden Theile des Nervs mit ihren dünneren Scheiden leichter austrocknen, als höher hinauf gelegene Nervenstücke, welche Austrocknung auch dadurch befördert wird, dass dieser Theil des Nervs gerade in der Nähe des Lochs in der Bodenplatte des Apparats liegt, durch welches der Muskel herabhägt. Bei meinen in voriger Tabelle aufgenommenen Versuchen kam keiner dieser Umstände in Frage. Die einzelnen Reizungen folgten so schnell auf einander, dass eine Einwirkung von dem Ritter-Valli'schen Gesetz nicht zu befürchten war; auch von einer Austrocknung konnte nicht die Rede sein, denn bei den mehr erwähnten Versuchen ward an den Nerv eine 0,5 % Lösung von Chlornatrium gelegt, die nach dem gleichstimmigen Zeugniss mehrerer competenter Forscher die Irritabilität des Nervs oder die Functionsfähigkeit desselben nicht im geringsten verändert.

Dass der Nerv näher zum Muskel hin leichter austrocknet fand ich oft als ich, nachdem der Nerv näher zum Centralapparat längere Zeit gereizt worden, den Fallapparat näher dem Muskel führte, und den Nerv gerade am Muskel reizte. Unter solchen Verhältnissen — das Experiment hatte circa anderthalb Stunden oder so gedauert — trat nach einzelner mechanischer Reizung äusserst leicht Tetanus ein, was sich dagegen nicht ereignete, als der Nerv höher hinauf gereizt wurde. Wie ich hier oben angeführt [1]) ent-

[1]) S. 46.

steht im allgemeinen auch nach recht dicht auf einander folgenden Reizungen kein Tetanus, sobald der Nerv seinen normalen Feuchtigkeitsgrad besitzt. Die Erklärung dieses Tetanus ist daher zunächst im Austrocknen des Nervs zu suchen, eine Ursache des Tetanus, die bereits längst bekannt und erwiesen ist.

Bei einem vollkommen normalen Nerv spielt, mechanischer Nervenreizung gegenüber, die verschiedene Dicke der Nervenscheide keine Rolle, wie sich ja aus den Versuchen S. 52 ff. deutlich ergiebt. Ich habe geglaubt diesen Umstand erwähnen zu müssen, wegen der Bedeutung, die ich der verschiedenen Dicke der Nervenscheiden mit Rücksicht auf das leichtere Austrocknen des Nervs an Stellen, wo dieselben dünner sind, beigemessen habe.

Mit meinem Resultat, dass die Irritabilität gegen mechanische Reizung an jeder Stelle des Nervs gleich ist, stimmen diejenigen, welche Fleischl bei Reizung mit chemischen Reize erhalten hat[1]), ganz vortrefflich überein. Er fand nähmlich, als er mit einer concentrirten Lösung von Chlornatrium zwei ihren Zusammenhang mit dem Rückenmark behaltende Nn. ischiadici reizte, dass die Zeit zwischen dem Augenblick der Reizung, dem Auftreten der ersten Zuckungen und dem Eintritt von Tetanus bei beiden Mm. gastrocnemii ungefähr dieselbe war, obgleich er den einen Nerv bei seinem Austritt aus dem Becken, den anderen in der Nähe seiner Insertion in den Muskel reizte[1]). In den meisten Fällen lag nicht einmal eine halbe Minute zwischen dem Auftreten von Tetanus auf der beiden Seiten, und dieser Unterschied war keinesweges zum besten der höher hinauf gelegenen Stelle; er fand im Gegentheil in dem einzigen Falle, wo der Unterschied zwischen dem Eintritt der Zuckungen bis 2½ Minuten stieg, dass die grössere Irritabilität der niedrigeren Stelle zukahm.

Wie bekannt hatte Pflüger in seinen Untersuchungen über Electrotonus, in denen er zum ersten Mal die verschiedene Irritabilität des Nervs an verschiedenen Stellen seines Laufs einer genaueren Untersuchung unterwarf, gefunden, dass diese verschiedene Irritabilität nicht bloss bei electrischer, sondern auch bei chemischer Reizung hervortritt[2]). Er fand nähmlich, dass in der Mehrzahl der Fälle ein Tropfen concentrirte Chlornatriumlösung an einer niedrigeren Stelle nach bis zu 5 à 10 Minuten Einwirkung keine Muskelzuckung erzeugt, dass aber ein ähnlicher Tropfen am Plexus immer nach einigen Minuten einen Tetanus giebt. Der Verf. hebt speciell hervor, dass dieser Tetanus nicht dadurch entstanden, dass der Salztropfen zum Querschnitt des Nervs gedrungen war.

---

[1]) Fleischl, Wiener Sitzungsber. Math. Naturw. Classe LXXII, Abth. 3. S. 403—405. 1876

[2]) Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus. S. 154. 1859.

Es scheint keinem Zweifel zu unterliegen, dass FLEISCHL's Versuche grössere Beweiskraft besitzen, als diejenigen von PFLÜGER. Soviel man aus der Beschreibung der Versuche des letztgenannten zu schliessen vermag, hat er in allen erst die niedrigere Stelle und dann die höher gelegene gereizt. Man hat daher Grund genug für die Annahme, dass der nach einigen Minuten auftretende Tetanus gerade durch die Einwirkung der niedrigeren Reizung oder wenigstens durch eine Summation derselben mit der höheren Reizung habe entstehen können. FLEISCHL's Versuche fanden dagegen statt an verschiedenen Nerven eines und desselben Thiers, präparirt in übereinstimmender Weise und beide in Verbindung mit dem Rückenmark, wodurch die Einwirkung des Querschnitts ausgeschlossen ist, obgleich hier, ebenso wie bei PFLÜGER's Versuchen, die abgeschnittenen Nervenzweige ein leichteres Eindringen der Lösung in den Nerv gestatteten, wodurch für die oberen Theile desselben, wie sich annehmen lässt, eine Compensation der dünneren Nervenscheide der niedrigeren Stelle zuweggebracht wurde.

Und doch mangelt es FLEISCHL's so wie allen anderen Versuchen die sich mit chemischen Reizen anstellen lassen, derjenigen Beweiskraft, die man zu fordern berechtigt ist, um eine gleich grosse Irritabilität des Nervs an allen Punkten seines Verlaufs als wahr annehmen zu können. Zu diesem Zweck ist es nämlich nothwendig, dass diejenigen Zuckungen bei dem Muskel, die als Beweis für jenen Lehrsatz dienen sollen, untermaximal und einzeln sein müssen. Hier ist das Verhältniss umgekehrt: die Zuckungen, welche FLEISCHL mit seinem chemischen Reiz erhalten hat, sind maximal und tetanisch. Sein Experiment lehrt daher eigentlich nichts anderes, als dass die Zeitentwickelung des Functionszustandes bei chemischer Reizung, der chemische Reiz möge an welcher Stelle es auch sei angebragt werden, gleich gross ist, und ein anderes Resultat lässt sich mit chemischer Reizung wohl auch nicht erreichen.

Indessen sprechen sowohl diese, als auch die von mir gewonnenen Resultate bei mechanischer Reizung, ohne Zweifel dafür, dass die specifische Irritabilität des Nervs an allen Stellen seines Verlaufs in der That gleich gross ist, und dass die Erscheinungen bei electrischer Reizung ihren Grund nicht in der eigenen Natur des Nervs, sondern vielmehr in der specifischen Beschaffenheit des Reizes haben.

Um solches darzulegen, will ich die zur Erklärung der bei Reizung mit electrischen Reizen sich ergebenden Erscheinungen aufgestellten Hypothesen einer kurzen Prüfung unterwerfen. Hiebei will ich nur diejenigen Hypothe-

sen, die sich auf den nicht abgeschnittenen Nerv beziehen, berücksichtigen, sowohl weil meine eigenen Untersuchungen nur an nicht abgeschnittenen Nerven stattgefunden haben, als auch, weil die Frage, sobald sie in grösster Allgemeinheit aufgestellt wird, ja nur solchen Nerven gilt. Die durch einen künstlichen Querschnitt ausgeübte Wirkung, so wie die in Bezug darauf aufgestellten Theorien kann ich füglich unbeachtet lassen, insofern dieselben die Erklärung des Hauptproblems nicht beeinflussen.

Es bleiben uns dann nur drei Hypothesen zu berücksichtigen: 1) die ursprüngliche PFLÜGER'sche, die da lehrt, dass der Functionszustand gleich einer Lawine mit der durchlaufenen Wegestrecke zunimmt [1]); 2) eine gleichfalls von PFLÜGER [2]) aufgestellte, von ihm aber sofort aufgegebene Hypothese, dass die specifische Irritabilität der Nerven verschieden an verschiedenen Stellen ist, im allgemeinen jedoch vom Centrum zur Peripherie abnimmt; diesem Erklärungsgrunde ist u. a. HÄLLSTEN [3]) beigetreten; 3) HERMANN'S [4]) Ansicht, dass die verschiedene Irritabilität an verschiedenen Stellen des Nervs ihren Grund in der Einwirkung der abgeschnittenen Nervenzweige hat, durch welche eine dem künstlichen Querschnitt analoge Einwirkung stattfinden sollte.

Die Unhaltbarkeit der PFLÜGER'schen Hypothese ist bereits von einer Menge Forscher bis zur vollen Evidenz bewiesen. Dass sie nicht einmal bei directer Reizung motorischer Nerven die Probe aushält, zeigte schon HEIDENHAIN [5]); und nach ihm haben u. a. FLEISCHL [6]) auch an motorischen, sowie RUTHERFORD [7]) und HÄLLSTEN [8]) an sensiblen ihre Unmöglichkeit nachgewiesen. Obschon hie und da schlendrianmässig noch angenommen, kann man sie jedoch als vollkommen aufgegeben betrachten, und TIEGEL'S [9]) Versuch sie zu retten beweist höchstens, dass die Irritabilität zum Centrum hin grösser ist.

Diejenige Hypothese, welche auf Grund einer postulirten verschiedenen specifischen Irritabilität der verschiedenen Stellen eines und desselben Nervs die

---

[1]) PFLÜGER, Untersuchungen über die Physiologie des Electrotonus, S. 140—158. 1859.
[2]) PFLÜGER. ib. S. 155.
[3]) HÄLLSTEN, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, S. 242—246. 1876.
[4]) HERMANN, Handbuch d. Physiologie II, 1. S. 116. 1879.
[5]) HEIDENHAIN, Allg. Med. Centralzeitung 1859. S. 73 ff., 121; Studien des physiol. Inst. zu Breslau, I. S. 1. 1861.
[6]) FLEISCHL, Wiener Sitzungsberichte. Math. Naturwiss. Classe LXXII. 3 Abth. S. 401. 1875. LXXIV. 3 Abth. S. 403. 1876.
[7]) RUTHERFORD, Journal of Anatomy and Physiology. V. 1871.
[8]) HÄLLSTEN, l. c.
[9]) TIEGEL, Archiv f. die ges. Physiologie XIII, S. 598. 1876.

bei electrischer Reizung auftretenden Erscheinungen erklären will, erklärt eigentlich nichts, sondern umschreibt bloss die Versuchsresultate. In dem anatomischen und histologischen Bau der Nerven findet sie keine Stütze und wird ausserdem direct durch die von Fleischl [1]) in letzterer Zeit ausgeführten Versuche widerlegt, die da gezeigt haben, dass der Nerv sich gegen einen Inductionsstrom gänzlich verschieden an verschiedenen Stellen seines Laufes verhält, je nach der verschiedenen Richtung, in welcher der Inductionsschlag durch denselben geht, solcherart, dass er näher zum Centralapparat gegen einen absteigenden und umgekehrt näher zur Peripherie gegen einen aufsteigenden Strom empfindlicher ist. Diese Erscheinungen wurden von Helmholtz [2]) und Hermann [3]) gleichfalls beobachtet und sind daher als vollkommen constatirt anzusehen. Damit die Hypothese von einer verschiedenen specifischen Irritabilität des Nervs electrischer Reizung gegenüber festgehalten werden könne, ist daher die fernere Annahme erforderlich, dass diese specifische Irritabilität für verschiedene Richtungen des Stroms verschieden sei. Eine Erklärung aber, die so viele Nebenhypothesen erfordert und zugleich einer jeden gründlicheren Stütze entbehrt, entspricht dem Zwecke nicht.

Bei seiner Deutung des Phänomens geht Hermann von der Annahme aus, dass die specifische Irritabilität des Nervs in der That überall gleich gross ist und dass die bei electrischer Reizung auftretenden Erscheinungen in der bei der Präparation unvermeidlichen Lädirung von Nervenzweigen und in localen Unterschieden der Dicke der Nervenscheiden begründet sind.

Diese Erklärung widerlegen Fleischl's Versuche vollständig, denn es giebt keinen Grund für die Annahme, weshalb die indifferenten Nervenscheiden und die Lädirung bei Präparationen einen Unterschied in der Thätigkeit des electrischen Reizes, je nach seiner verschiedenen Richtung in dem Nerv, hervorbringen sollten. Ebenso zeigen Tiegel's Versuche, in denen die Reizung an lebendigen Fröschen geschah und wobei die Läsion der Nervenzweige wohl so gering als möglich war, dass doch ein höher nach oben applicirter electrischer Reiz eine stärkere Muskelzuckung als ein weiter unten applizirter giebt. Durch directe Versuche habe ich mich bemüht den Einfluss der Nervenzweige zu ermitteln. Ich präparirte, wie bereits gesagt [4]), den Nerv mit besonderer Rücksicht auf die Beibehaltung aller Nervenzweige und

---

[1]) Fleischl, l. c.
[2]) Helmholtz, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1850. S. 335 ff. S. 350. 1873.
[3]) Hermann Archiv f. die ges. Physiologie, VIII. S. 361. 1873.
[4]) S. 31.

schnitt sie erst bei ihrer Insertion in den Muskel ab. Dessen ungeachtet fand ich bei electrischer Reizung vermittelst eines Inductionsstroms und Electroden aus Platina die Irritabilität beim Plexus weit höher als an der Peripherie. Die Umstände erlaubten es mir nicht mich mit diesen Versuchen eingehender zu beschäftigen; wenn aber in ganz gleicher Weise präparirte Nerven bei mechanischer Reizung gleich starke Zuckungen gaben, wo man sie auch reizte, so sprechen auch diese Versuche dafür, dass die Hauptursache der verschiedenen Irritabilität nicht in einer Läsion des Präparats, die ja auch bei mechanischer Reizung ihre Wirkung geltend machen müsste, liegen kann.

Die eigenthümlichen Erscheinungen beim Reizen eines Nervs mit electrischen Reizen an verschiedenen Stellen seines Laufs können folglich vermittelst keines einzigen der hier angeführten Erklärungsgründe vollständig gedeutet werden.

Die bei mechanischer und chemischer Reizung erworbene Erfahrung spricht dagegen bestimmt dafür, dass die Irritabilität an allen Stellen des Laufs des Nervs dieselbe ist. *Die bei electrischer Reizung auftretenden Unregelmässigkeiten in der Irritabilität des Nervs an verschiedenen Stellen sind daher aufzufassen als bedingt, nicht durch die Grundeigenschaften des Nervs, auch nicht der Hauptsache nach durch die Veränderung desselben in Folge von Präparation, Absterben etc., sondern einzig und allein durch die Beschaffenheit des electrischen Irritaments und die Veränderungen, die dasselbe in der Nervensubstanz hervorruft, welche Veränderungen jedoch bis jetzt nicht genügend bekannt sind, um eine nähere Erklärung der hierher gehörenden Erscheinungen zu gestatten.*

Fünftes Kapitel.

Die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität des mechanischen Reizes.

Das Verhältniss zwischen dem den Nerv treffenden Reiz und der durch denselben bei dem Muskel ausgelösten Arbeit ist während der letzten zwanzig Jahre Gegenstand der Untersuchungen einiger Forscher gewesen. Von der Electricität als Reiz ausgehend, hat man die Grösse der Muskelarbeit bestimmt, indem man feststellte ein wie grosses Gewicht und bis zu welcher Höhe ein Muskel bei verschiedener Stärke des Reizes zu heben vermag; anderseits hat man die von ungleich starke Reize hervorgerufenen Zuckungen

eines unbedeutend belasteten Muskels vermittelst des Myographion einfach untersucht und solcherart ein Maas des Verhältnisses zwischen Muskelarbeit und Reizgrösse erhalten.

Als von nur mittelbarem Interesse für die hier vorliegende Frage will ich die Untersuchungen übermaximaler und wiederholter Reizungen übergehen und bloss diejenigen über das directe Verhältniss zwischen der Stärke des Reizes und der Grösse der Muskelarbeit beachten.

In dieser Hinsicht muss ich hauptsächlich die Arbeiten zweier Forscher berühren, nämlich diejenigen Hermann's und Fick's.

Hermann ist der erste, der diese Frage zum Gegenstand experimenteller Studien gemacht hat. Dieselben wurden im J. 1861 ausgeführt und von ihm selbst in folgender Art kurz referirt. „Durch Ueberlastung wurde dem Muskel die Erreichung einer bestimmten Kraft oder Energie zur Aufgabe gestellt, und am Rheochord die Intensität des Stromzweiges aufgesucht, dessen Schliessung, bei stets gleicher durch ein Pendel bewirkter Schliessungsform, zur ausreichenden Reizung nöthig war. Es ergab sich, dass bei gleichmässigem Wachsthum der verlangten Energie die Reizgrössen anfangs langsam dann schneller wachsen und bald nicht mehr erreicht werden. Mit andern Worten: bei gleichmässig zunehmenden Reizgrössen wachsen die Energien zuerst schnell dann immer langsamer und erreichen bald ein Maximum“ [1]).

Fick dagegen vermaas bei seinen Versuchen nicht dieselbe Muskelarbeit wie Hermann, sondern die Wurfhöhe, welche verschiedene Reize bei einer und derselben Belastung des Muskels hervorrufen. Er fand dabei, dass die Muskelarbeit eine Function der Stärke eines während einer bestimmten kurzen Zeit den Nerven durchfliessenden electrischen Stromes ist. Diese Function hat den Werth Null für alle Werthe der Stromstärke, welche unter einer gewissen endlichen messbaren Grenze liegen. Wächst die Stromstärke über diese Grenze hinaus, so wächst der Werth der Function von Null an continuirlich und proportionel dem Wachsthum der Stromstärke. Ueberschreitet die Stromstärke einen gewissen Werth, so hört das Wachsthum der Muskelarbeit plötzlich discontinuirlich auf, und sie behielt für jeden grösseren Werth der Stromstärke den in proportionalem Wachsen erreichten Maximalwerth [2]).

Aus den graphischen Beweisen für die Richtigkeit des von Fick in seiner Abhandlung mitgetheilten Resultats — Zifferangaben fehlen dort gänz-

[1]) Hermann, Handbuch d. Physiologie I, 1, S. 108. 1879. Das Original befindet sich im Archiv für Anat. u. Phys., 1861, S. 369.

[2]) Fick, Untersuchungen über electrische Nervenreizung. S. 14. 1864.

lich — ergiebt sich jedoch die Richtigkeit dieses Gesetzes nicht mit Bestimmtheit; er sucht die Abweichungen als von einer veränderten Irritabilität bei dem Nerv abhängig zu erklären; es lässt sich jedoch nicht läugnen, dass jene Beweise ebenso gut für die Richtigkeit der Ansicht HERMANN's sprechen können, z. B. Figg. 2 und 7 [1]); auch die Curven Figg. A—C in FICK's neue Studien über elektrische Nervenreizung sprechen dafür [2]).

FICK's Ansicht hat LAMANSKY sich angeschlossen; dieser wandte gleich dem ersteren constante Ströme als Irritament an [3]). Von den drei Figuren, die er in seiner Abhandlung [4]) mittheilt, ergiebt sich jedoch die Berechtigung dieser Ansicht gleichfalls nicht ganz deutlich; die Ordinaten in Fig. 5 sind solcherart keinesweges in gerader Linie, sondern schwach gebogen mit der Concavität gegen die Achse der Abskissen; Fig. 7 zeigt eine Curve mit allzu vielen Inflexionspunkten, um etwas beweisen zu können. Bleibt also nur Fig. 6 als Beweis für LAMANSKY's Ansicht übrig.

Mit wiederholten Inductionsschlägen untersuchte TIEGEL das Verhältniss zwischen der Muskelzuckung und dem Reize. Obgleich seine Untersuchung eigentlich ein anderes Phänomen bezweckte, so zeigen seine Diagramme doch recht deutlich die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität des Reizes. Der Verf. sagt nichts von dem Aussehen der Curve, stellt auch nicht in dieser Beziehung seine Resultate mit den von FICK gefundenen zusammen; die Diagramme [5]) aber zeigen, wie die Höhe der Muskelzuckungen bei steigender Intensität des Reizes steigt, jedoch nicht in einer geraden Linie, sondern in einem Bogen mit der concaven Seite zu der Abskissachse hin.

Auf PREYER's Ansichten, die er in seinem myophysischen Gesetz [6]) zusammengefasst hat, brauche ich mich hier nicht weiter einzulassen. Die seinen Voraussetzungen und Resultaten anhaftenden Mängel sind von Anderen genugsam gerügt worden, als dass es nöthig wäre hier die Frage näher zu berühren [7]).

Alle die Untersuchungen, welche ich hier erwähnt, leiden an einem gemeinsamen Mangel: sie geben die Stärke des Reizes nicht in absoluten Maas-

---

[1]) FICK, l. c. S. 11, 13.

[2]) FICK, Festschrift für Ernst Heinrich Weber. Würzburg, 1871.

[3]) LAMANSKY, Studien d. physiologischen Instituts zu Breslau, IV S. 220 ff. 1868.

[4]) LAMANSKY, l. c. S. 225.

[5]) TIEGEL, Berichte ü. die Verh. d. sächsischen Gesellsch. d. Wissensch. Math. Phys. Cl. 1875. I S. 110. 1875.

[6]) PREYER, das myophysische Gesetz, 1873.

[7]) Wegen der hierher gehörenden Litteratur, siehe HERMANN, Handb. d. Phys. I, 1, S. 109. 1879.

sen an, und gestatten keinen Vergleich zwischen der lebendigen Kraft, die der Reiz ausmacht, und der Arbeit, die der Muskel ausführt, wenn er hiedurch in den Zustand von Thätigkeit versetzt wird.

Durch mechanische Nervenreizung werden beide diese Mängel beseitigt. Bei jeder einzelnen Reizung wird die den Nerv treffende Kraft in absoluten Maassen vermessen und ebenso wird diese bei jedem einzelnen Versuch in demselben Maass wie die Arbeit des Muskels bestimmt.

Wie ich bereits oben hervorgehoben, sind die Nerven für mechanische Reizung besonders empfindlich und zwar in so hohem Grade, dass ihre grosse Irritabilität mich zwang fast bis zur Grenze desjenigen zu gehen, was man in Bezug auf die Masse des Gewichts, mit welchem ich den Nerv reizen wollte, zuwegebringen konnte.

Bei diesen Versuchen wandte ich verschiedene Belastungen des Muskels an. Die niedrigste, die ich mit den von mir benutzten Apparaten erhalten konnte, war, indem ich das Gegengewicht des Schreibehebels auf dem Pflüger'schen Myographion so weit als möglich nach hinten verlegte. Das Gewicht, welches auf den Muskel dann wirkte, und das dieser bei seiner Zusammenziehung hob, betrug auf der Wage gewogen 10,4 Gramm. Theils durch Verlegung des Gegengewichts näher zur Achse des Schreibapparats, theils durch Belastung der Wagschaale desselben mit verschiedenen Gewichten wurden in verschiedenen Versuchsserien verschiedene Belastungen des Muskels erhalten.

Ich benutzte bei diesen Versuchen fast ausschliesslich dieselbe Methode, wie Fick bei den seinigen anwandte, und bestimmte solcherart die Grösse der Muskelarbeit durch die Höhe, in welche der belastete und durch das Gewicht ausgedehnte Muskel den Zeichenstift warf. Die auf die Myographiontafel von dem Stift gemachten Striche repräsentiren mithin direct die Muskelarbeit. Die wirkliche Grösse der äusseren Muskelarbeit erhält man durch das Product des vom Muskel gehobenen Gewichts, multiplicirt mit der Wurfhöhe (= dem halben Strich auf der Myographiontafel). In dem nun folgenden Versuchen werde ich dieses Maass für die Muskelarbeit anwenden und zugleich dasjenige des Reizes durch das Product der Schwere des Gewichts mit die Fallhöhe bestimmen. Die hierbei in Frage kommenden Höhen sind in Millimeter und Zehntel davon gemessen, die Schwere wiederum in Milligram; die Arbeitseinheit wird folglich 1 *Milligrammillimeter* sein.

Ich will nun über die Resultate Bericht erstatten.

Vorerst kommt hiebei die Frage über minimaler Reize in Betracht. Unter einem minimalen Reiz verstehe ich derjenige, welcher gerade nöthig und

genügend ist, um bei dem Muskel eine unbedeutende mechanische Arbeit hervorzurufen, entsprechend mit Rücksicht auf die Construction des Schreibapparats und sonstige Versuchsbedingungen, einem Arbeitswerth von weniger als 10,000 Milligrammillimeter mit einer Wurfhöhe von weniger als 0,5 Mm. Muskelzuckungen, in denen der Arbeitswerth geringer als dieser, die Wurfhöhe aber höher ist, habe ich nicht als minimale angesehen, weil es ja in keiner Weise bewiesen ist, dass diese Zuckungen nicht gleich gross geworden wären, obgleich die Belastung höher gewesen, mit anderen Worten sie besitzen keine Kriterien um in der That minimal zu sein.

Aus meinen Versuchsprotokollen will ich zuerst einige Zifferangaben anführen, welche zur Bestimmung des Minimalwerths des Reizes dienen werden.

Tab. I.

N:o.	LK.	V.	H.	MA.	W.	Z.	T.
b. 11.	534.	0,485.	1,1.	6,800.	13,6.	0,5.	16°.
XXXII.	727.	0,485.	1,5.	3,540.	35,4.	0,1.	18°.
XXXIII.	727.	0,485.	1,5.	3,540.	35,4.	0,1.	18°.
XXXIV.	727.	0,485.	1,5.	3,540.	35,4.	0,1.	18°.
XXXV.	825.	0,485.	1,7.	1,040.	10,4.	0,1.	18°.
44.	1,139.	0,211.	5,4.	9,700.	48,5.	0,2.	17°,5.
18.	1,455.	0,485.	3,0.	7,700.	38,5.	0,2.	17°,5.

Diese Werthe für die Grösse des minimalen Reizes sind alle Versuchen entnommen, in denen diese Minimalzuckung die erste war, die überhaupt auftrat. Hinsichtlich des Feuchtigkeitsgrades, des allmälichen Absterbens, der Austrocknung und anderer ähnlicher Umstände, befanden sich diese Nerven in vollkommen gleichem Zustande; der Werth des minimalen Reizes wurde nämlich bestimmt augenblicklich, nachdem das Nervenmuskelpräparat in den Apparat eingesetzt ward und alle Präparate waren in vollkommen gleicher Weise und unter Beobachtung ganz derselben Vorsichtsmaassregeln hergestellt. Aus der grossen Menge Versuche, die ich über das Verhalten der Muskelzuckung je nach der Stärke des Reizes angestellt — sie waren mehr als 100 — habe ich diejenigen ausgesucht, bei denen, bei sonst vollkommen normalen Nerven, die erste Zuckung minimal war, nach derjenigen Auffassung von einer minimalen Zuckung, die ich hier geltend gemacht habe.

Die obenstehende Tabelle über diese Werthe zeigt, dass dieselben bei verschiedenen Nerven nicht unbedeutend wechseln. Zieht man jedoch in Be-

tracht, dass grösseren Werthen des Reizes in der Mehrzahl der Fälle auch stärkere Arbeitswerthe entsprechen, so wird der Unterschied zwischen ihnen doch nicht so gross. Die Durchschnittszahl dieser Versuche beträgt

für die Minimalwerthe des Irritaments: circa 900 Milligrammillimeter und

für die entsprechende Muskelzuckung: circa 5,000 Milligrammillimeter.

Diese Durchschnittszahlen bezwecken natürlicherweise nicht ein absolutes Maass für die Irritabilität der Nerven zu geben, sondern nur eine ungefähre Schätzung der Kraft zu erlauben, die den Nerv treffen muss, damit eine merkliche Muskelzuckung soll ausgelöst werden können.

Diese Muskelarbeit ist, wie man sieht, bei weitem nicht minimal, auch wenn man die dieselbe begleitende Wärmeproduction hier vorläufig nicht berücksichtigt. Man kann daher den richtigen Punkt für den Minimalwerth des Reizes als bedeutend niedriger liegend annehmen, und ich habe auch bei gewissen Versuchen einige in dieser Beziehung recht interessante Phänomene gefunden, welche die Frage in nicht geringem Grade beleuchten.

Man möge darauf Acht geben, dass die angeführten Versuchsresultate sämmtlich aus der ersten auftretenden Zuckung erhalten sind, dass mithin für einige derselben diese Zuckung grösser war, als sie durch eine fernere Verminderung des Reizes hätte werden können. Die Bestimmungen, zu denen ich nun übergehe, sind an Nerven geschehen, die entweder in Folge mehrerer vorheriger Reizungen während einer längeren Versuchszeit hinsichtlich ihrer Irritabilität einigermaassen verändert worden, oder auch durch äussere Umstände eine abnorm gesteigerte Irritabilität darboten. Solcherart sind die Versuche 48, 45, 46 an Fröschen, die Tags vorher aus Deutschland angekommen waren, ausgeführt; die Mühseligkeiten der Reise mögen in irgend einer Art ihre Irritabilität erhöht haben, denn die durch den äusserst schwachen Reiz ausgelösten Muskelarbeiten sind im Vergleich zu denjenigen vollkommen normaler Nerven weit grösser. Zur Vermeidung etwaiger Missverständnisse muss ich hier ausdrücklich bemerken, dass eine ähnliche gesteigerte Irritabilität an diesen Fröschen, nachdem sie einige Tage aufbewahrt worden, nicht weiter beobachtet wurde.

Tab. II.

N:o	LK.	V.	H.	MA.	W.	Z.	T.
48.	211.	0,211.	1,0.	43,650.	48,5.	0,9.	16°.
45.	232.	0,211.	1,1.	53,350.	48,5.	1,1.	16,°5.
46.	316.	0,211.	1,5.	43,650.	48,5.	0,9.	16,°5.

28.	388.	0,485.	0,8.	50,050.	38,5.	1,3.	18,°.
47.	485.	0,211.	2,3.	43,650.	48,5.	0,9.	16,°5.
31.	679.	0,485.	1,4.	50,050.	38,5.	1,3.	18,°5.

Die Durchschnittszahl dieser sechs Bestimmungen ist

für die lebendige Kraft des Reizes: 386 Milligrammillimeter

und

für die Muskelarbeit: 47,400 Milligrammillimeter.

Hier ist vielleicht hinzuzufügen, dass während der Zeitdauer der zuletzt angeführten Versuche keine anderen als die von mir hier oben erwähnten Abnormitäten bei dem Nerv bemerkt werden konnten, und dass die Ursache nicht in einer äusseren Einwirkung auf den Nerv, sondern ganz und gar in demselben selbst lag.

Das Resultat, auf welches die in Tab. I aufgenommenen Versuche hinzielten, dass nämlich die Reizung im Muskel in der That weit früher beginnt als dieselbe durch eine sichtbare Zuckung sich zu erkennen giebt, wird durch die in Tab. II enthaltenen Zifferangaben bestätigt. Zu dem factischen Beweise dass

bei der geringsten Intensität, die wir dem mechanischen Reiz, womit wir den Nerv reizen, überhaupt geben können, die äussere mechanische Arbeit des Muskels ein Minimum bereits bedeutend übersteigt,

können wir daher mit hohem Grade von Wahrscheinlichkeit folgendes Corrolarium hinzufügen:

nicht nur der Nerv, sondern auch der Muskel werden in einen Zustand von Thätigkeit versetzt, sobald die Stärke des Reizes von Null bis zu irgend einem endlichen Werth steigt, obschon solches bisher nicht aufgewiesen werden konnte, weil die physiologischen Instrumente zu diesem Zweck nicht genug empfindlich sind.

Zur Beleuchtung der Art und Weise, in welcher die Nerven gegen Reize in der Gegend der minimalen reagiren, will ich ferner eine Serie Bestimmungen, in vollkommener Uebereinstimmung mit den in der Tab. I enthaltenen Versuchen ausgeführt, hier mittheilen; sie sind mithin sämmtlich die ersten Zuckungen, die von einem Nerv, nachdem derselbe in den Apparat eingesetzt ward, erhalten worden.

Tab. III.

N:o.	LK.	V.	H.	MA.	W.	Z.	T.
39.	1,076.	0,211.	5,1.	14,550.	48,5.	0,3.	17°5.
41.	1,182.	0,211.	5,6.	24,250.	48,5.	0,5.	18.
XXXII.	1,310.	0,485.	2,7.	14,160.	35,4.	0,4.	18.
12.	1,261.	0,485.	2,6.	23,100.	38,5.	0,6.	17°5.
37.	1,330.	0,211.	6,3.	38,800.	48,5.	0,8.	18°.
19.	1,358.	0,485.	2,8.	38,500.	38,5.	1,0.	18°.
b. 61.	1,358.	0,485.	2,8.	11,450.	22,9.	0,5.	16°.
b. 62.	1,455.	0,485.	3,0.	16,030.	22,9.	0,7.	16°.
38.	1,498.	0,211.	7,1.	48,500.	48,5.	1,0.	17°5.
9.	1,504.	0,485.	3,1.	34,650.	38,5.	0,9.	18°.

Diese Versuche zeigen, dass man in der Nähe des minimalen Reizes die Stärke desselben nicht viel zu vergrössern braucht, um weit bedeutendere Zuckungen auszulösen. Behufs Vergleichung werden folgende Durchschnittszahlen angeführt:

Durchschnittszahl des Reizes: 1,300 Milligrammillimeter,

Durchschnittszahl der Muskelarbeit: 26,400 Milligrammillimeter.

Diese Zahlen zeigen, dass im Allgemeinen in der Gegend des minimalen Reizes die Muskelarbeit in einer schnelleren Proportion als der Reiz zunimmt, denn während die Reize hier sich wie 18: 26 verhalten, verhalten sich die von ihnen ausgelösten Muskelzuckungen wie 5: 26 oder, in runden Zahlen, während die Reize sich wie 3: 4 verhalten, verhalten sich die Muskelarbeiten wie 1: 5.

Auf grössere Schwierigkeiten, als bei der Bestimmung des minimalen Reizes, stösst man beim Aufsuchen maximaler Reize. Wie schwer es in der That ist festzustellen, wann ein Reiz wirklich maximal ist, haben die Untersuchungen Fick's in glänzendster Weise dargelegt. Während man vor ihm als Axiom angenommen, dass das bei electrischer Reizung erreichte Maximum von Zusammenziehung des Muskels nicht weiter überschritten werden könne, fand er, dass solches nicht der Fall war, indem er im Gegentheil das Vorhandensein übermaximaler Zuckungen bewies und durch seine Entdeckung der „Lücke“ eine fernere Eigenthümlichkeit in dem Verhalten der Nerven bei electrischer Reizung an den Tag legte.

Ähnliche Erscheinungen lassen sich freilich bei mechanischer Reizung nicht erwarten. Wenn aber, wie ich weiterhin zeigen will, bei starken Reizen die

Muskelzuckungen bei einer jeden höheren Stärke des Reizes nur unbedeutend steigen und sich asymptotisch ihrem Maximum nähern, so hat man oft genug schwer mit Bestimmtheit festzustellen, wann dieses erreicht ist. Hiezu kommt, dass bei maximalen und übermaximalen Reizen die Ausdauer der Nerven nicht genügend gross ist, um allzu viele Versuche zu gestatten. Dieses ist die einzige eigentliche Ungelegenheit, die ich bei mechanischer Nervenreizung gefunden habe.

Ich habe gesucht eine Vorstellung von dem maximalen Werth des Reizes zu erhalten, indem ich dieses als dasjenige Reiz bestimmte, welches eine so starke Zuckung giebt, dass einige noch stärkere Reize an einem und demselben Nerv und an einer und derselben Stelle des Nervs keine grössere Zuckung zuwegebringen. Aus meinen Versuchsprotokollen habe ich zu diesem Zweck folgende Zusammenstellung gemacht:

Tab. IV.

N:o	LK.	V.	H.	MA.	W.	Z.	T.
9.	12,174.	0,485.	25,1.	111,700.	38,5.	2,9.	18°.
13.	16,490.	0,485.	34.	115,500.	38,5.	3,0.	17°,5.
18.	7,421.	0,485.	15,3.	77,000.	38,5.	2,0.	18°.
21.	5,578.	0,485.	11,5.	96,300.	38,5.	2,5.	18°.
36.	8,609.	0,211.	40,8.	111,700.	38,5.	2,9.	18°.
45.	1,477.	0,211.	7,0.	121,300.	48,5.	2,5.	16°,5.
b 16.	8,730.	0,485.	18,0.	59,800.	13,6.	4,4.	16°.
b. 15.	7,712.	0,485.	15,9.	89,800.	13,6.	6,6.	16°,5.
b. 20.	11,495.	0,485.	23,7.	65,300.	13,6.	4,8.	16°,5.

Die Durchschnittszahl dieser Versuche ist
für das Irritament: 8,800 Milligrammillimeter,
für die Muskelarbeit: 94,000 Milligrammillimeter.

Die Zahlen können jedoch keinesweges als definitiv angesehen werden und namentlich gilt solches von dem Werth für die Muskelarbeit. Wie bekannt, kann ein Muskel beim Maximum der Zuzammenziehung eine gewisse Grenze nicht überschreiten, sobald er direct oder indirect durch eine einzige einzelne Reizung in Thätigkeit versetzt wird. Ist nun der Muskel zu leicht belastet, so bietet die von ihm ausgeführte Arbeit keinen richtigen Maasstab seiner von dem Reize ausgelösten Kraft, weil die ganze disponible Kraft nicht für wirkliche mechanische Arbeit in Anspruch genommen wird. Und die Versuche

b 15, *b* 16 und *b* 20 auf Tab. IV zeigen deutlich, dass die Ursache des geringen Arbeitswerthes gerade in diesem Umstande liegt, wie sich aus der bedeutenden Wurfhöhe des Muskels bei diesen Versuchen klar genug ergiebt. Um ein befriedigenderes Bild des maximalen Werths der Muskelzuckung zu erhalten, habe ich daher eine Anzahl Versuche mit stärkeren Belastungen ausgeführt. Sie finden sich in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tab. V.

N:o.	LK.	V.	H.	MA.	Z.	W.	T.
b. 24.	10,185.	0,485.	21,0.	123,500.	2,9.	42,6.	17°.
b. 25.	8,730.	0,485.	18,0.	175,300.	2,8.	62,6.	17°.
b. 26.	4,220.	0,485.	8,7.	223,000.	2,5.	89,2.	17°.
	7,954.	0,485.	16,4.	155,800.	4,4.	35,4.	18°.
	3,638.	0,485.	7,5.	127,400.	3,6.	35,4.	18°.
	5,063.	0,485.	12,5.	134,500.	3,8.	35,4.	18°.
	5,675.	0,485.	11,7.	179,500.	3,7.	48,5.	18°.
	4,899.	0,485.	10,1.	184,300.	3,8.	48,5.	16°,5.

Die Durchschnittszahl dieser Versuche beträgt
für das Irritament: 6,300 Milligrammillimeter;
für die Muskelarbeit: 162,900 Milligrammillimeter.

Es ergiebt sich hieraus unwidersprechlich, dass die aus Tab. III gezogene Durchschnittszahl füs das Maximum der Muskelarbeit viel zu niedrig war, dass aber dagegen der Werth des Reizes keineswegs zu niedrig geschätzt war. Ich muss hier erwähnen, dass die Nerven, an denen die Versuche auf dieser Tabelle angestellt sind, vollkommen ebenso functionsfähig wie die übrigen Nerven waren, und dass sie kein Zeichen einer abnorm vergrösserten Irritabilität darboten, wie z. B. bei einigen der Versuche auf Tab. II.

In der That wird die Grösse der Muskelzuckung oder die dabei ausgeführte Arbeit nicht bedeutend vermehrt, wenn man auch die Stärke des Reizes in bedeutendem Grade über das in den Tabb. III und IV angegebene Maximum hinaus vergrössert. Ich habe einige Versuche mit übermaximalen Reizen angestellt, welche in dieser Beziehung recht interessant sind.

Tab. VI.

N:o.	LK.	V.	H.	MA.	W.	Z.	T.
b. 2.	21,627.	1,335.	16,2.	208,500.	48,5.	4,3.	16°,5.
b. 4.	35,778.	1,335.	26,8.	232,800.	48,5.	4,8.	16°,5.
b. 5.	42,987.	1,335.	32,2.	223,100.	48,5.	4,6.	16°.
b. 6.	20,324.	4,619.	4,4.	184,300.	48,5.	3,8.	16°.

Die Durchschnittszahl *für die Muskelarbeit* beträgt hier 212,200 Milligrammillimeter.

Diese Versuche zeigen, dass wenn man auch die Stärke des Reizes zwei bis dreimal, ja noch mehr über den oben gefundenen Maximalwerth vergrössert, der erhaltene Effect in Bezug auf die Grösse der Muskelarbeit bei weitem nicht in demselben Verhältniss gesteigert wird; im Gegentheil lassen diese Versuche, verglichen mit den in Tabb. IV und V enthaltenen, mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass der maximale Werth des Reizes ungefähr um 7,000 à 8,500 Milligrammillimeter liegt; doch will ich deshalb keineswegs diese Ziffer für den maximalen Werth des Reizes, 7,000—8,500 Milligrammillimeter, als absolut ansehen, denn ich sehe genugsam ein, dass dieses Maximum erneuerter, eigens darauf gerichteten Versuche bedarf, um mit genügender Genauigkeit bestimmt zu werden. Sie müssen im Gegentheil vervollständigt werden durch neue Versuche und gleichzeitiger Anwendung electrischer Reize als Controllmittel, unter anderem, damit man mit Sicherheit entscheiden können möge, ob eine vorhandene Zuckung eine wirkliche Maximalzuckung ist oder nicht.

Da in der physiologischen Litteratur sich jedenfalls keine Versuche zur Bestimmung der Grösse des Minimums und des Maximums des Reizes in absoluten Maassen vorfinden, habe ich geglaubt, dass diese meine Zusammenstellungen ein gewisses Interesse haben müssen.

Ich gehe nun über zu einem Bericht meiner Resultate mit Bezug auf die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität des Reizes.

Schon auf Grund der aus den Tabb. I, III und IV erhaltenen Durchschnittszahlen kann man eine ungefähre Vorstellung des allgemeinen Aussehens und des Verlaufs der dieses Verhältniss veranschaulichenden Curve erlangen [1]).

---

[1]) Ich habe hier nur diese Tabellen berücksichtigt, nicht aber Tab. V benützt, weil die in der letztgenannten enthaltenen Arbeitswerthe von Muskeln erhalten wurden, die schwerer belastet waren, als die in den früheren Tabellen angeführten.

Ich habe oben gezeigt, dass in der Gegend des minimalen Irritaments die Muskelzuckung weit schneller als das Irritament steigt, derart, dass während der Reiz sich wie 3 : 4 verhält, die Arbeitswerthe der Muskelzuckungen sich wie 1 : 5 verhalten. Das Resultat der Tab. IV, verglichen mit demjenigen der Tab. III, zeigt wiederum, dass während die lebendige Kraft bei dem Irritament sich wie 13 : 88, die Muskelarbeit sich wie 26 : 94 verhält, oder in runden Zahlen, während das Irritament sich wie 1 : 6 verhält, ist das Verhältniss der Muskelarbeit wie 1 : 4. Eine auf Grund dieser und der auf S. 68 angeführten Zahlen construirte Curve findet man in Taf. 6 Fig. 1, wo die Abskissen die lebendige Kraft des Reizes und die Ordinaten die Muskelarbeit bedeuten. Diese Curve zeigt, dass überhaupt die Muskelzuckungen bei geringerer Stärke des Irritaments schneller als dieses steigen, darauf aber langsam in einem gegen die Abskissachse concaven Bogen ihr Maximum erreichen.

Dieses allgemeine aus Durchschnittszahlen hergeleitete Resultat wird vollkommen bestätigt durch Versuche, ausgeführt an einem und demselben Nerv mit Reizen von verschiedener Stärke. Eine Anzahl Versuchsprotocolle, welche diesen Thatbestand beleuchten, folgen hier unten.

Tab. VII.

Versuch 9.

1) $L = 6{,}5$. $E = 4{,}5$. $T = 18^0$ C. $V. = 0{,}485$. $W = 38{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,5.	728.	0,0.	0.
2.	3,1.	1,504.	0,9.	34,650.
3.	4,2.	2,037.	1,2.	46,200.
4.	4,8.	2,328.	1,5.	57,750.
5.	6,0.	2,910.	1,8.	69,300.
6.	11,8.	5,723.	2,2.	84,700.
7.	15,4.	7,469.	2,3.	88,550.
8.	20,2.	9,797.	2,5.	96,250.
9.	25,1.	12,174.	2,9.	111,650.

2) $E = 1$. Sonst wie oben.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,5.	1,213.	0,7.	26,950.
2.	3,1.	1,504.	1,0.	38,500.

3.	4,2.	2,037.	1,5.	57,750.
4.	5,0.	2,425.	1,7.	65,450.
5.	5,9.	2,862.	2,0.	77,000.

Versuch 13.

$L = 6{,}5$. $E = 4{,}5$. $T = 17^0{,}5$. $V = 0{,}485$. $W = 38{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,1.	1,019.	1,1.	42,350.
2.	4,1.	1,989.	2,1.	80,850.
3.	5,5.	2,668.	2,5.	96,250.
4.	7,0.	3,395.	2,6.	100,100.
5.	9,8.	4,753.	2,7.	103,950.
6.	19,9.	9,652.	2,8.	107,800.
7.	24,7.	11,980.	2,9.	111,650.
8.	34,5.	16,730.	3,0.	115,500.

Versuch 15.

$L = 6{,}5$. $E = 4{,}25$. $T = 18^0$. $V = 0{,}485$. $W = 38{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	0,9.	436.	0,3.	11,550.
2.	2,1.	1,019.	1,0.	38,500.
3.	2,6.	1,261.	1,2.	46,200.
4.	3,7.	1,795.	1,3.	50,050.
5.	4,6.	2,231.	1,4.	53,900.
6.	5,7.	2,765.	1,8.	69,300.
7.	6,9.	3,347.	2	77,000.
8.	8,8.	4,268.	2,1.	80,850.
9.	12,3.	5,966.	2,1.	80,850.
10.	38,9.	18,867.	2,1.	80,850.

Versuch 16.

$L = 7$. $E = 1{,}75$. $T = 18$. $V = 0{,}485$. $W = 38{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	3,1.	1,504.	0,4.	15,400.
2.	4,0.	1,940.	1,5.	57,750.
3.	5,4.	2,619.	2,0.	77,000.
4.	6,8.	3,298.	2,2.	84,700.
5.	7,5.	3,638.	2,9.	111,650.

Versuch 18.

$L = 7,0.$ $E = 4,25.$ $T = 18^0.$ $V = 0,485.$ $W = 38,5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	3,0.	1,455.	0,2.	7,700.
2.	4,1.	1,989.	0,6.	23,100.
3.	5,0.	2,425.	0,8.	30,800.
4.	5,9.	2,862.	1,0.	38,500.
5.	7,1.	3,444.	1,5.	57,750.
6.	9,8.	4,753.	1,8.	69,300.
7.	12,9.	6,257.	2,0.	77,000.
8.	15,3.	7,421.	2,0.	77,000.

Versuch 19.

$L = 6,5.$ $E = 4,75.$ $T = 18^0.$ $V = 0,485.$ $W = 38,5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,8.	1,358.	1,0.	38,500.
2.	3,8.	1,843.	1,3.	50,050.
3.	4,6.	2,231.	1,6.	61,600.
4.	5,5.	2,668.	1,8.	69,300.
5.	6,5.	3,153.	1,9.	73,150.

Versuch 21.

$L = 7.$ $E = 4,75.$ $T = 18^0.$ $V = 0,485.$ $W = 38,5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,3.	1,116.	0,9.	34,650.
2.	3,0.	1,455.	1,1.	42,350.
3.	4,4.	2,134.	1,7.	65,450.
4.	5,8.	2,813.	1,9.	73,150.
5.	7,1.	3,444.	2,1.	80,850.
6.	11,5.	5,578.	2,5.	96,250.
7.	15,5.	7,518.	2,5.	96,250.
8.	25,0.	12,125.	2,5.	96,250.
9.	34,6.	16,781.	2,5.	96,250.

Versuch 26.

$L = 7.$ $E = 4{,}25.$ $T = 17^0{,}5.$ $V = 0{,}485.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,3.	1,116.	0,4.	15,400.
2.	4,1.	1,989.	1,2.	46,200.
3.	5,7.	2,765.	1,2.	46,200.
4.	10,7.	5,190.	1,4.	53,900.
5.	15,4.	7,469.	1,8.	69,300.
6.	19,7.	9,555.	1,8.	69,300.
7.	24,6.	11,931.	2,7.	103,950.
8.	29,9.	14,502.	3,2.	123,200.
9.	34,2.	16,587.	3,7.	142,450.
10.	39,3.	19,061.	4,4.	169,400.

Versuch 29.

$L = 6.$ $E = 3{,}25.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}485.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	5,4.	2,619.	1,0.	38,500.
2.	10,5.	5,093.	1,7.	65,450.
3.	15,3.	7,421.	2,2.	84,700.
4.	19,8.	9,603.	2,3.	88,550.
5.	29,4.	14,259.	2,8.	107,800.
6.	39,5.	19,158.	4,5	173,250.
7.	49,4.	23,959.	4,5.	173,250.

Versuch 30.

$L = 6{,}5.$ $E = 3{,}5.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}485.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	3,2.	1,552.	0,8.	30,800.
2.	5,2.	2,522.	1,3.	50,050.
3.	15,3.	7,421.	1,8.	69,300.
4.	24,7.	11,980.	1,9.	73,150.
5.	34,1.	16,539.	2,3.	88,550.
6.	44,9.	21,777.	3,5.	134,750.

Versuch 31.

$L = 6.$ $E = 4{,}25.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}485.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,4.	679.	1,3.	50,050.
2.	5,6.	2,716.	1,5.	57,750.
3.	10,4.	5,044.	1,9.	73,150.
4.	15,2.	7,372.	2,9.	111,650.
5.	20,1.	9,749.	3,0.	115,500.
6.	29,7.	14,405.	3,9.	150,150.
7.	39,6.	19,206.	4,2.	161,700.

Versuch 36.

$L = 7.$ $E = 5.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}211.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,5.	317.	0,4.	15,400.
2.	2,7.	570.	1,0.	38,500.
3.	5,2.	1,097.	1,3.	50,050.
4.	12,1.	2,553.	2,0.	77,000.
5.	16,9.	3,566.	2,3.	88,550.
6.	21,1.	4,452.	2,3.	88,550.
7.	26,2.	5,528.	2,3.	88,550.
8.	35,9.	7,575.	2,4.	92,400.
9.	40,8.	8,609.	2,9.	111,650.

Versuch 37.

$L = 7{,}5.$ $E = 5.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}211.$ $W = 48{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	6,3.	1,329.	0,8.	38,800.
2.	7,2.	1,519.	1,6.	77,600.
3.	11,7.	2,469.	2,3.	111,550.
4.	16,6.	3,503.	2,4.	116,400.
5.	25,8.	5,444.	2,5.	121,250.
6.	31,1.	6,562.	3,1.	194,000.

Versuch 38.

$L = 7{,}5$. $E = 5$. $T = 17^0{,}5$. $V = 0{,}211$. $W = 48{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,6.	549.	0,0.	0.
2.	3,5.	739.	0,0.	0.
3.	5,6.	1,182.	0,0.	0.
4.	7,1.	1,498.	1,0.	48,500.
5.	11,3.	2,384.	1,8.	87,300.
6.	16,9.	3,566.	2,6.	126,100.
7.	25,9.	5,465.	3,4.	Tetanus.

Versuch 44.

$L = 7{,}5$. $E = 4{,}25$. $T = 17^0{,}5$. $V = 0{,}211$. $W = 48{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	4,4.	928.	0,0.	0.
2.	6,1.	1,287.	0,3.	14,550.
3.	7,3.	1,540.	0,7.	33,950.
4.	8,7.	1,836.	0,7.	33,950.
5.	10,0.	2,110.	0,9.	43,650.
6.	11,4.	2,405.	0,9.	43,650.
7.	13,3.	2,806.	1,0.	48,500.
8.	13,4.	2,827.	1,0.	48,500.
9.	14,9.	3,144.	1,1.	53,350.
10.	16,4.	3,460.	1,5.	72,750.

Versuch 45.

$L = 7{,}5$. $E = 4{,}5$. $T = 16^0{,}5$. $V = 0{,}211$. $W = 48{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,1.	232.	1,0.	48,500.
2.	2,2.	464.	1,6.	77,600.
3.	3,2.	675.	1,8.	87,300.
4.	4,2.	886.	2,1.	101,850.
5.	7,0.	1,477.	2,5.	121,250.
6.	11.7.	2,469.	2,5.	121,250.

Versuch 28.

$L = 6{,}5.$ $E = 3{,}5.$ $T = 18^0.$ $V = 0{,}485.$ $W = 38{,}5.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	0,8.	388.	1,3.	50,050.
2.	1,7.	825.	1,4.	53,900.
3.	2,7.	1,310.	1,8.	69,300.
4.	3,6.	1,746.	2,0.	77,000.
5.	5,5.	2,668.	2,1.	80,850.
6.	15,3.	7,421.	2,8.	107,800.
7.	24,5.	11,883.	3,0.	115,500.
8.	34,5.	16,733.	3,6.	138,600.
9.	45,0.	21,825.	4,1.	157,850.

Versuch b. 16.

$L = 7.$ $A = 3{,}25.$ $T = 16^0.$ $V = 0{,}485.$ $W = 13{,}6.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,0.	970.	0,0.	0.
2.	5,7.	2,765.	2,6.	35,360.
3.	10,3.	4,996.	3,6.	48,960.
4.	15,4.	7,469.	4,3.	58,480.
5.	18,0.	8,730.	4,4.	59,840.
6.	20,2.	9,797.	4,4.	59,840.

Versuch b. 15.

$L = 8.$ $E = 3{,}75.$ $T = 16^0{,}5.$ $V = 0{,}485.$ $W = 13{,}6.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,4.	1,164.	2,3.	31,280.
2.	4,4.	2,134.	3,0.	40,800.
3.	8,5.	4,123.	4,1.	55,760.
4.	13,3.	6,451.	5,5.	74,800.
5.	15,9.	7,712.	6,6.	89,760.
6.	20,5.	9,943.	6,6.	89,760.
7.	25,9.	12,562.	6,6.	89,760.

Versuch b. 19.

$L = 7.$ $E = 3.$ $T = 16^0{,}5.$ $V = 0{,}485.$ $W = 13{,}6.$

N:o	H.	LK.	Z.	MA.
1.	3,0.	1,455.	1,8.	24,480.
2.	5,8.	2,813.	2,6.	35,360.

3.	10,7.	5,190.	3,8.	51,680.
4.	15,5.	7,518.	4,6.	62,560.
5.	20,1.	9,749.	4,8.	65,280.
6.	25,0.	12,125.	5,0.	68,000.
7.	29,9.	14,502.	5,2.	70,720.
8.	35,8.	17,363.	5,4.	73,440.

Versuch 41.

$L = 7{,}5$. $E = 5{,}0$. $T = 17^0{,}5$. $V = 0{,}211$. $W = 48{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,4.	295.	0,0.	0.
2.	2,5.	528.	0,0.	0.
3.	4,0.	844.	0,0.	0.
4.	5,6.	1,182.	0,5.	24,250.
5.	8,4.	1,772.	0,7.	33,950.
6.	9,9.	2,089.	0,8.	38,800.
7.	12,0.	2,532.	1,2.	58,200.

Versuch b. 11.

$L = 7$. $E = 3{,}5$. $T = 16^0$. $V = 0{,}485$. $W = 13{,}\ 6$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	1,1.	534.	0,4.	6,800.
2.	6,8.	3,298.	1,0.	13,600.
3.	11,1.	5,384.	2,1.	28,560.
4.	16,0.	7,760.	2,9.	39,440.
5.	20,5.	9,943.	3,1.	42,160.
6.	25,9.	12,562.	3,3.	44,880.
7.	30,7.	14,890.	3,8.	51,680.

Versuch 25.

$L = 6$. $E = 4{,}8$. $T = 17^0$. $V = 0{,}485$. $W = 38{,}5$.

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	2,2.	1,067.	0,4.	15,400.
2.	2,9.	1,407.	0,9.	34,650.
3.	4,3.	2,086.	1,5.	57,750.
4.	7,4.	3,589.	2,0.	77,000.
5.	10,8.	5,238.	2,4.	92,400.

6.	15,4.	7,469.	2,6.	100,100.
7.	20,3.	9,846.	2,8.	107,800.
8.	24,7.	11,980.	3,6.	138,600.
9.	34,9.	16,927.	4,6.	177,100.

Versuch b. 14.

$L = 7{,}5.$ $E = 3{,}5.$ $T = 16.$ $V = 0{,}485.$ $W = 13{,}6.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	3,0.	1,455.	1,4.	19,040.
2.	6,1.	2,959.	1,8.	24,480.
3.	11,2.	5,432.	2,1.	28,560.
4.	15,8.	7,663.	2,1.	28,560.
5.	25,1.	12,174.	2,5.	34,000.
6.	35,3.	17,121.	2,5.	34,000.

Versuch b. 20.

$L = 7.$ $E = 4{,}5.$ $T = 16^{0}{,}5.$ $V = 0{,}485.$ $W = 13{,}6.$

N:o.	H.	LK.	Z.	MA.
1.	4,2.	2,037.	2,5.	34,000.
2.	8,6.	4,171.	3,4.	46,240.
3.	13,6.	6,596.	3,7.	50,320.
4.	18,7.	9,070.	3,8.	51,680.
5.	23,7.	11,495.	4,8.	65,280.
6.	34.1.	16,539.	4,8.	65,280.

Die meisten dieser Versuche wurden mit steigender Stärke des Reizes solcherart unternommen, dass ich mit dem niedrigsten Reiz anfing und allmälich denselben verstärkte. Nur in den Versuchen N:o 25, 26, 28, 29, 30, 31 und 36 habe ich eine umgekehrte Ordnung beobachtet. Ein bestimmter Unterschied ergiebt sich aus diesen beiden Arten nicht; doch hat es den Anschein, als ob der Nerv durch Aussetzung für die übermaximalen Reizungen einigermaassen beschädigt würde, denn bei einigen Versuchen, in denen die erste Reizung mit allzu starkem Reiz geschah, bemerkt man eine schnellere Abnahme der Höhe der Muskelzuckungen, als bei den übrigen Versuchen.

Von diesen Versuchen findet man N:o 9 (1 und 2), 13, 15, 18, 19, 21, 36 und *b.* 14 in der Taf. 6 abgebildet. In den Abskissen der Figuren bezeichnet jedes Millimeter 400 Milligrammillimeter, in den Ordinaten wiederum 1 Millimeter 4,000 Milligrammillimeter. Aus äusseren typographi-

schen Gründen ist es unmöglich gewesen in sowohl Abskissen als Ordinaten dieselbe Grösse durch dieselbe Länge anzugeben.

Ein Blick auf diese Figuren sowie auch auf die Zifferangaben hier oben ist genug um zu zeigen, wie die Ordinaten nicht in einer geraden Linie, wie in einigen der Versuche Fick's, steigen, sondern dass ihre Vereinigungspunkte eine gegen die Abskissachse concave Linie bilden. Diese Curve hebt sich mit einer recht schnellen Steigung von Null und wird in ihrem Verlauf immer flacher, je nachdem sie höher hinauf steigt, welches augenscheinlich beweist, *dass die Muskelzuckung nicht proportionell dem Reize, sondern anfangs etwas schneller und darauf immer langsamer steigt, bis sie allmälich ihren maximalen Werth erreicht.*

Veranlasst durch die Resultate Fick's mit electrischer Reizung, habe ich mir besondere Mühe gegeben zu einem bestimmten Ergebniss hinsichtlich der Curve für Muskelzuckungen je nach der verschiedenen Stärke des Reizes zu gelangen. Ich habe Versuche an mehr als 100 Fröschen angestellt; von diesen haben nur ein paar Versuche Resultate ergeben, die sich die von Fick nähern.

Dass nicht alle der wenigen Versuche, die Fick veröffentlicht hat, für die Richtigkeit seines Gesetzes sprechen, habe ich Gelegenheit gehabt bereits oben anzudeuten, ebenso, dass die Resultate seines Nachfolgers, Lamansky, keinesweges dieselbe unterstützen, wozu noch kommt, dass Tiegel's Versuche, soweit man aus der summarischen Kürze, mit welcher seine Untersuchungen in diesem Punkte dargestellt sind, schliessen kann, im Gegentheil und gleich denjenigen Hermann's entschieden für die Richtigkeit meiner Versuchsresultate sprechen [1]). Ich kann daher nicht anders denken, als dass sowohl aus diesen Gründen, als auch nach meinen eigenen Versuchen zu urtheilen, die motorischen Nerven, insofern man aus der Muskelzuckung auf ihren Functionszustand schliessen kann, gegen die sie treffende Reize solcherart reagiren, dass diejenige Curve, welche aus den Vereinigungspunkten der die Muskelarbeit repräsentirenden Ordinaten gebildet wird, nicht, wie Fick zu finden geglaubt hat, an ihrem oberen Ende discontuirlich ist, sondern *dass sie im Gegentheil allmälich aufwärts geht und asymptotisch ihr Maximum erreicht.*

Was den näher zum Origo gelegenen Theil der Curve anbetrifft, so zeigen die Figuren, sowie auch die Resultate, zu denen bereits die Betrachtung über den minimalen Werth des Reizes führte, dass sie auch nicht in der Gegend des minimalen Werthes discontuirlich ist, wie Fick behauptet. Im Gegensatz hiezu deutet der Lauf der ganzen Curve an, dass dieselbe sich dem

[1]) Siehe S. 62, 63.

Nullpunkt der Abskissachse continuirlich nähert und dass mithin die Reizung bei minimalen Werth des Reizes sofort eintritt, obgleich der Effekt so gering ist, dass er durch unsere bisher angewandten Hülfsmittel sich nicht aufweisen lässt. Das Verhältniss zwischen der Grösse des Reizes und der Muskelzuckung unterliegt also für mechanische Reize nachstehendes Gesetz:

Wenn der Reiz an Intensität in gerader Linie zunimmt, beschreibt die Muskelarbeit eine mit der Concavität gegen die Abskissachse gekehrte krumme Linie, deren Anfangspunkt in der Nähe des Anfangspunktes des Systems liegt oder mit demselben zusammenfällt, und welche Linie von hier in anfangs recht starker Steigung sich aufwärts erhebt, um darauf mit allmälich abnehmender Steigung sich ihrem Maximum asymptotisch zu nähern, welches dann von einer der Abskissachse paralellen Linie repräsentirt wird.

Sechstes Kapitel.

Das quantitative Verhältniss zwischen dem Reize und der Arbeit des Muskels.

In dem vorhergehenden Kapitel habe ich über die bei mechanischer Nervenreizung vorzugsweise auftretenden Erscheinungen berichtet. Es bleibt nun übrig das Verhältniss zwischen der Grösse des Reizes und der Muskelarbeit näher zu betrachten.

Die Frage von der Intensität derjenigen Kraft, die erforderlich ist um einen gewissen Prozess von bestimmter Grösse in dem Nerv in Gang zu setzen, ist bisher im Ganzen ziemlich wenig behandelt worden, indem man, ohne näher in die Frage einzugehen, sich mit mehr allgemein abgefassten Raisonnements begnügt hat.

In neuerer Zeit, nachdem die naturwissenschaftliche Methode in der Physiologie sich vollständig Eingang verschafft, sind drei verschiedene Hypothesen in dieser Beziehung aufgestellt worden. Eine derselben, die von Matteucci aufgestellt, von keinem anderen Forscher aber soviel ich weiss angenommen, hat zu beweisen gesucht, dass in dem Nerv und dem Muskel eine Art von Kraftverwandlung stattfindet, derart, dass in der Muskelarbeit die dem Nerv durch den Reiz zugeführte Kraft hervortrete.[1]).

Die Unrichtigkeit sowohl des Raisonnements, von dem Matteucci ausging, als auch der Art und Weise, in welcher er in seinen Experimenten

[1]) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Electricität I, S. 273. 1848.

dieselben anwandte, ist von Du Bois-Reymond [1]) ausführlich auseinandergesetzt, so dass ich nicht nöthig habe mich darauf näher einzulassen.

Die zwei anderen Hypothesen betreffs dieser Frage sind einander theilweise ähnlich, unterscheiden sich aber in einem wichtigen Punkt von einander. Die eine nimmt an, dass all die Kraft, die bei der Muskelarbeit auftritt, im Muskel selbst ihren Grund und ihre Entstehung hat, und dass sie durch den den Nerv treffenden Reiz bloss ausgelöst wird. Unter Auslösung versteht man dann einen seinem Wesen nach bisher vollkommen unbekannten Prozess im Muskel, wodurch ein gewisses Maas der in Form eines mehr oder weniger leicht oxydirbaren Stoffes in dem Muskel angehäuften Spannkraft dazu gebracht wird als lebendige Kraft hervorzutreten — mechanische Arbeit und Wärme erzeugend.

Einer solchen Ansicht sind unter Anderen Hermann [2]) und Heidenhain [3]) beigetreten, ohne jedoch auf die Frage, wohin die bei directer oder indirecter Reizung in den Reiz zugeführte Kraft hingelangt, näher einzugehen.

Positive Äusserungen hierüber findet man bei Bernstein [4]) und Hällsten [5]), welche annehmen, dass die lebendige Kraft des Reizes in der Arbeit des Muskels wiedergefunden würde und mithin einen Theil derselben ausmacht, Da gar keine experimentelle Unterlage da war, auf welche diese Ansichten sich stützen könnten, wurden sie auch nicht näher präcisirt; sowohl Bernstein als auch Hällsten haben sich so unbestimmt darüber ausgesprochen, dass man in keiner Weise bestimmt wissen kann, einen wie grossen Theil, ihrem Dafürhalten nach, die lebendige Kraft des Reizes von der Muskelarbeit ausmacht, ob derselbe recht gross oder ganz unbedeutend ist. Soviel ich habe finden können, scheint es mir jedoch, als ob diese Forscher der lebendigen Kraft des Reizes einen wesentlichen Antheil an der Arbeit des Muskels zuschreiben wollen.

Die Versuche, über welche ich in der vorliegenden Abhandlung berichtet habe, geben einen bestimmten Anhalt für die Beurtheilung dieser Frage, denn hier sind sowohl der Reiz als auch die Muskelarbeit mit einem und demselben Maass gemessen.

Die Arbeit, welche der Muskel bei seiner Zusammenziehung verrichtet, ist aus zwei Bestandtheilen zusammengesetzt: 1) dem mechanischen Effect und 2) der Wärmeentwickelung.

---

[1]) Du Bois-Reymond, l. c. S. 275.

[2]) Hermann, Handbuch d. Physiologie II, 1, S. 106. 1879.

[3]) Heidenhain, Mechanische Arbeit, Wärmeentwickelung etc. S. 165. 1864.

[4]) Bernstein, Untersuchungen über Erregungsvorgang S. 154 ff. 1871.

[5]) Hällsten, Studier öfver krafters förvandling i vitala processer, S. 43, 44. 1869. Vgl. auch Finska Läkaresällskapets handlingar B. XVII. S. 12. 1875 und Notisblad för läkare och farmaceuter 1868. Sep. abdr. S. 6.

Um die Frage von dem Verhältniss zwischen der Muskelarbeit und der Kraft des Reizes vollständig zu entscheiden, wäre es nöthig für eine jede Muskelzuckung nicht allein ihren Arbeitswerth, sondern auch ihre Wärmeentwickelung zu bestimmen, da man solcherart für jede besondere Reizung sowohl die Stärke des Reizes als auch den hiedurch ausgelösten Totaleffect, beide in demselben Maass ausgedrückt, kennen lernen würde. Dergleichen Untersuchungen habe ich noch nicht unternommen. Um jedoch zu zeigen, dass man bereits in diesem Augenblick mit grosser Sicherheit die Frage, von wo die bei der Muskelarbeit hervortretende Kraft herstammt und wohin die lebendige Kraft des Reizes hinkommt, entscheiden kann, halte ich mich für berechtigt meine Resultate von der Grösse der Muskelarbeit mit denjenigen zu complettiren, welche Fick und Harteneck bei ihren Untersuchungen der Wärmeentwickelung bei Muskelarbeit erhalten haben.

Diese Forscher suchten das Verhältniss zwischen der Wärme und der mechanischen Arbeit bei Zusammenziehung des Muskels vermittelst einer empfindlichen und genauen Methode zu bestimmen. Sie fanden, was auch Heidenhain bereits früher constatirt hat, dass der Muskel bei seiner Zuckung absolut genommen um so mehr Wärme entwickelt, je grösser seine anfängliche Spannung ist; dass aber die bei einer Zuckung entwickelte Wärme bei niedrigerer Belastung grösser im Verhältniss zu der Arbeit des Muskels ist, als bei einer höheren Belastung [1]. Es ergab sich solcherart, dass bei einer Belastung der Schenkelmuskulatur mit 100 Gram die Wärmeproduktion sich zur mechanischen Arbeit des Muskels wie 18—21 zu 1 verhielt, während dasselbe Verhältniss bei einer Belastung von 300—500 Gram wie 3,5—4 zu 1 war. Hiebei ist jedoch zu bemerken, dass Fick in seinen Berechnungen die specifische Wärme des Muskels zu 1,0 angenommen hat, während sie eigentlich nicht höher ist als 0,83. Die vorbenannten Zahlen werden daher resp. 15—17,5 und 3,0—3,3.

Bei meinen Versuchen halte ich mich für berechtigt, auf Grund des niedrigen Gewichts, das der Muskel dabei zu tragen hatte, das Verhältniss zwischen der Arbeit und der Wärmeproduction als ungefähr 1 zu 17,5 anzunehmen. Von einer directen Vergleichung kann hier natürlicherweise nicht die Rede sein, da die Versuche Fick's und Harteneck's an anderen Muskeln ausgeführt sind, als die meinigen, die nur den M. gastrocnemius betrafen.

Die von mir gefundenen Werthe für das Maximum von Nervenreizung

---

[1]) Fick u. Harteneck, Archiv f. die ges. Physiologie, XVI, S. 79—89. 1878.

und für die entsprechende Muskelarbeit waren in einer Serie resp. 6,300 und 163,000, in einer anderen 8,800 und 100,000 Milligrammillimeter. Legen wir den folgenden Berechnungen die Durchschnittszahl dieser zu Grunde, so finden wir, dass einem Reiz von 7,500 Milligrammillimeter, eine Muskelarbeit von 132,500 Milligrammillimeter entspricht. Mit Zurhülfenahme dieser Durchschnittszahl sowie der Versuchsresultaten Fick's und Harteneck's würde dann der Effekt, der durch einen Reiz von 7,500 Milligrammillimeter in der Muskelarbeit zu Tage tritt, ausgedrückt in demselben Maas, nicht weniger als 2,450,000 Milligrammillimeter betragen.

Nimmt man wiederum an, was zwar nicht nöthig ist, aber für die nähere Beleuchtung der Frage von gewissem Interesse sein kann, dass bei meinen Versuchen die Wärmeproduction nur 3 mal die Muskelarbeit betrug, mithin das kleinste Verhältniss, welches Fick und Harteneck gefunden, so entsprach folglich einem Reiz von circa 7,500 Milligrammillimeter Stärke eine Muskelarbeit, die dessenungeachtet 530,000 Milligrammillimeter betrug.

Hiebei ist zu bemerken, dass die vorstehenden Maasse für die Stärke des Reizes in der That die obere Grenze desselben ausdrücken, weil von demjenigen Theil desselben, welcher nicht zur Nervenbewegung übergeführt sondern in Wärme verwandelt wird, wenn das Gewicht den Nerv trifft, ganz abgesehen worden ist [1]).

Die obenerhaltenen Resultate beweisen daher um sa mehr dass

jedenfalls der von einem eizelnen mechanischen Reiz ausgelöste Effect mindestens 70 à 100 mal grösser als die lebendige Kraft des Irritaments ist, und dass sie mit grosser Wahrscheinlichkeit 320 mal dieselbe, ja noch mehr beträgt.

Dieses Resultat zeigt, dass die durch den Nerv dem Muskel zugeleitete Kraft für die Wärmeentwickelung und die mechanische Arbeit desselben von fast gar keiner Bedeutung und von verschwindender Geringfügigkeit ist, denn derjenige Theil der effectiven Arbeit des Muskels, diese Kraft ausmachen sollte, ist im Verhältniss zur Totalsumme so unbedeutend, dass sie vermittelst unserer bisher angewandten Apparate sich nicht aufweisen lässt und vollständig innerhalb der Grenzen der Versuchsfehler fällt. Wir haben somit gefunden, dass *die Quelle des Functionszustandes des Muskels, sowie der hiebei entwickelten Arbeit und Wärme ganz und gar im Muskel selbst liegt, und dass dieselben nur durch die durch den Nerv dem Muskel zugeleitete Reizung ausgelöst werden.*

Worin die Auslösung eigentlich besteht, ist uns gänzlich unbekannt.

[1]) Vgl. oben S. 31.

Die vorzüglichsten in dieser Beziehung bekannten Thatsachen sind, dass dieselbe bisher für eine jede Stärke des Reizes nicht aufgewiesen worden, sondern nur von einem gewissen endlichen Werth beginnt; dass die Stärke dieser Auslösung in gewissem Grade von der Stärke des Reizes abhängt und dass sie für einen einzelnen Reiz eine gewisse Grenze nicht übersteigt, dass aber unter besonderen Umständen die ausgelöste Arbeit bedeutend vergrössert wird über das durch einen einzelnen Reiz zuwegegebrachte Maximum hinaus (übermaximale Zuckungen, Tetanus). Diese Sachverhältnisse zeigen, *dass die Auslösungsarbeit zur Stärke des Reizes in einem gewissen bisher nicht näher bestimmten Verhältnisse steht; hierzu wird also die lebendige Kraft des Reizes zunächst verwandt.* Auf dem gegenwärtigen Standpunkte unserer Kentniss der bei diesen Prozessen obwaltenden Umstände, lassen sich die Verwandlungen der Kraft beim Auslösungsprozess nicht weiter verfolgen, auch nicht entscheiden, inwiefern dieselbe in Wärme übergeht oder wohin sie gelangt.

Als ein Corrolarium der vorstehenden Resultate betreffs der Quelle der Muskelkraft ergiebt es sich, dass der Unterschied zwischen directer Reizung des Muskels und indirecter solcher durch den Nerv im Ganzen genommen qualitativ nicht existire, weil beiderlei Arten von Reizen, die directen ebensowohl wie die indirecten, keine andere Aufgabe hätten als einen Functionszustand bei dem Muskel auszulösen. In quantitativer Beziehung findet jedoch, wie man von Alters her weiss, ein recht grosser Unterschied in den Resultaten statt, die vermittelst directer Muskelreizung oder indirecter solcher durch die Dazwischenkunft des Nervs erzielt werden. Man hat hierin einen Beweis dafür gefunden, dass ein grosser Unterschied zwischen der specifischen Irritabilität der Nerven und der Muskeln vorhanden sein sollte. Ein solcher Unterschied ist jedoch hiedurch keinesweges erwiesen, denn aus den als Beweis dafür angestellten Versuchen ergiebt sich ja eigentlich nichts anderes, als dass die durch verschiedene Reize bei den Nerven hervorgerufene Form von Bewegung geeigneter ist die Kräfte des Muskels auszulösen, als das directe Anbringen von Reizen an den Muskel selbst, und man hat somit in dem einen Falle die specifische Irritabilität des Muskels gegen einen gewissen bestimmten Reiz, in dem anderen wiederum gegen die dem Muskel durch die im Nerv stattfindende, unbekannte Form von Bewegung zugeführte Reizung festgestellt. Diese beiden Grössen, da sie nicht in demselben Maasse gemessen sind, lassen sich daher nicht mit einander vergleichen. Wir kennen die Natur und die Beschaffenheit der unter der Benennung Auslösung zusammengefassten Prozesse zu wenig, als dass wir wissen könnten, ob nicht eine Art von Bewe-

gung geeigneter sei ein gewisses Maass von Arbeit auszulösen als eine andere Art Bewegung; die eben erwähnten Sachverhältnisse zeigen, dass die durch den Nerv dem Muskel zugeleitete Bewegung für die Versetzung desselben in Functionszustand mehr als irgend ein anderer bisher versuchter Reiz geeignet ist.

Bleibt nun zu untersuchen, in welcher Art der Reiz auf den Nerv erregend wirkt. Hiebei stossen wir wiederum auf zwei Annahmen, die beide möglich sind: entweder findet auch im Nerv eine Auslösung statt, analog mit derjenigen, die im Muskel sich darbietet, oder auch wird die Kraft des Reizes im Nerv in eine andere Form von Bewegung verwandelt. Für meinen Theil bin ich der Ansicht, dass für die letztere Annahme gewichtigere Gründe als für die erstere vorliegen. Um berechtigt zu sein auch im Nerv eine Auslösung vorauszusetzen, ist es erforderlich, dass im Nerv beim Functionszustande einige der wichtigsten im Muskel bei dessen Zustand von Thätigkeit auftretenden Erscheinungen, namentlich ein stärkerer chemischer Umsatz und grössere Wärmebildung, sich darbieten. Keine dieser Erscheinungen wird beim Functionszustande des Nervs beobachtet. Helmholtz hat gezeigt, dass die Temperatur des Nervs hiebei nicht erhöht wird[1]; und dass der chemische Umsatz gleichfalls nicht besonders gross ist, habe ich oben bereits erwähnt, wobei ich die Aufmerksamkeit speciell darauf hinlenkte, dass bei mechanischer Reizung, wobei keine von dem Reize selbst erzeugte chemische Zersetzung entsteht, die allergenauesten Untersuchungen nicht im Stande waren eine Veränderung in der chemischen Zusammensetzung des Nervs darzulegen. Der einzige noch übrige Grund für die Annahme einer Auslösung wäre, inwiefern die Kraft des Reizes nicht für genügend erachtet werden könnte, um durch directe Verwandlung die zur Auslösung nothwendige lebendige Kraft hervorzubringen. So lange die Pflüger'sche Theorie von der Lawinen-ähnlichen Zunahme des Functionszustandes Geltung hatte, war eine solche Ansicht vollkommen berechtigt, denn in anderer Weise als durch eine Auslösung konnte ja die Intensität des Nervenprozesses mit einem jeden Querschnitt, der durchlaufen ward, nicht zunehmen. Nunmehr ist diese Theorie nicht haltbar und der ihr entnommene Grund muss daher gleichfalls wegfallen.

Ein directes Maass für die zum Auslösungsprozess nöthige Kraft besitzen wir in derjenigen, welche eine directe Muskelreizung erfordert; wir wissen, dass diese in der That nicht sehr gross ist, obschon im Verhältniss zu der bei indirecter Reizung durch den Nerv erforderlichen recht bedeutend. Nun ist es uns bekannt, dass diese Arten von Bewegungen nicht einer und

[1]) Helmholtz, Archiv f. Anat. und Physiologie. 1848. S. 158.

derselben Art sind und wir haben gute Gründe anzunehmen, dass die Bewegung im Nerv sich mehr als directe Reizung dazu eignet die Muskelkräfte auszulösen. Ferner habe ich gefunden, dass wenn man auf eine gewöhnliche *a*-Stimmgabel von paar Millimeter Höhe das Gewicht 0,485 von meinem Fallapparat herabfallen lässt, die Stimmgabel in verhältnissmässig recht starke Schwingungen versetzt wird. Mechanische Stösse von einer für Nervenreizung minimalen Stärke sind mithin genügend, um durch directe Kraftverwandlung einen im Vergleich zum Nerv so groben Körper wie eine Stimmgabel in Bewegung zu bringen. *Dieses alles deutet darauf hin, dass beim Functionszustande eine Verwandlung von Kraft derart stattfindet, dass die lebendige Kraft des Reizes in eine für die Nervensubstanz eigenthümliche Form von Bewegung verwandelt wird.*

In welcher Weise diese Verwandlung vor sich geht, und inwiefern alle verschiedenen Arten von Reize in der That eine und dieselbe Art von Bewegung in der Nervensubstanz ergeben, oder inwiefern und in welchem Maasse die durch die verschiedenen Reize erzeugten Prozesse verschieden sind, darüber wissen wir bis jetzt gar nichts. Die Aehnlichkeit der ausgelösten Erscheinungen lassen uns jedoch ahnen, dass sämmtliche diese Prozesse von einer und derselben Beschaffenheit sind.

Da nun die Reize solcherart die vorhandenen Spannkräfte in den Nerven nicht auslösen, sondern ihre Bewegung in denselben in eine andere Art von Bewegung verwandelt wird, so fragt es sich schliesslich, welcher Art diese Bewegung eigentlich ist. Die Beantwortung dieser Frage liegt ausserhalb der Grenzen der gegenwärtigen Untersuchung. Ich kann jedoch nicht umhin anzudeuten, dass die aus meinen Untersuchungen hervorgegangenen Resultate sämmtlich für die Richtigkeit derjenigen Theorie sprechen, die von Fechner[1] und Heidenhain[2] zuerst aufgeworfen und späterhin, durch ausführlich dargelegte Beweise unterstützt, von Hällsten[3] und Wundt[4] näher entwickelt wurde, nämlich *dass der Functionszustand im Nervensystem aus einer Wellenbewegung besteht.*

---

[1]) Fechner, Elemente der Psychophysik, II, 281 ff. 1860.
[2]) Heidenhain, Studien des physiologischen Instituts zu Breslau I, S. 64. 1861.
[3]) Hällsten, Protoplasmarörelser och funktionstillståndet i nervsystemet. 1873.
[4]) Wundt, Physiologische Psychologie. 1874.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. 1. Seitenansicht meines Fallapparats.
Taf. 2. Vorderansicht des Fallapparats.
Taf. 3. Der Fallapparat von oben.

In allen diesen drei Tafeln haben die Buchstaben eine und dieselbe Bedeutung.

aa' } *bb'* } die messingenen Pfeiler, längs denen der Electromagnet sich bewegt.
cc der messingene Stab, mit welchem der Electromagnet gehoben und gesenkt wird.
dd der Electromagnet.
f Schraube, mit welcher der Stab *cc* befestigt wird.
gg } *g'g'* } messingene Scheiben, die den Electromagnet tragen.
hh } *h'h'* } die Aussprünge von den Trägern des Electromagnets, wodurch dieser längs den Pfeilern *aa' bb'*, geleitet wird.
ii Schrauben, mit denen die Saiten *k* in die Pfeiler angeschraubt sind.
k die Saite im Pfeiler (nur in Taf. 1 sichtbar).
ll der Schlitten, auf dem der Fallapparat befestigt ist und durch welchen dieser hin und zurück bewegt werden kann.
mm Leisten, die der Schlitten *ll* an seinem Platz halten.
n die Scheibe, auf welcher der Apparat ruht.
ooo Stellschrauben.
p Stativ, an welchem das Femur befestigt wird.
q messingene Scheibe, welche die beiden Hälften des Schlittens *ll* verbindet.
r Scala am Schlitten *ll* (Taf. 3).
s Darmsaite, vermittelst welcher der Schlitten bewegt wird.
t das Bett, auf welchem der Nerv ruht.
uu Oese an den Enden des Schlittens, an welcher die Darmsaite befestigt wird.
u'u' Rollen, über welche die Darmsaite geht zur Rolle *v* unter dem Apparat, durch deren Umdrehung vermittelst des Griffs
w der Schlitten *ll* hin und zurück getrieben wird.

xx der Apparat, um das Gewicht vom Nerv unmittelbar nachdem es herabgefallen zu heben.
y Querstück aus Hartgummi die beiden Schenkeln im Apparat *xx* verbindend.
zz' Leitungsschrauben für die Electroden.
aa Leitungsschrauben für die Electroden, wenn man den Nerv mit Electricität reizen will.

Taf. 4.

Fig. 1 zeigt den Hebeapparat (*xx* Taf. 1—3) in natürlicher Grösse.

Fig. 2 zeigt das Gewicht V in natürlicher Grösse; alles ist aus Eisen, ausser *a*, das aus weichem Kupfer ist.

Fig. 3 zeigt das Gewicht III in natürlicher Grösse; *a* ist weiches Kupfer, die Scheibe *b* weiches Eisen, das übrige Hartgummi.

Fig. 4 zeigt das Gewicht II in natürlicher Grösse; *a* ist weiches Kupfer, die Aussprünge *bb* Horn, das übrige weiches Eisen.

Fig. 5 veranschaulicht die Versuchsanordnung bei Bestimmung der Fallzeit des Gewichts. *a* ist der Electromagnet im Fallapparat mit dem Gewicht an demselben befestigt. *c'c''* ist der Hebeapparat, an dessen oberen Endpunkten die Quecksilbergefässe *d'd''* festgeschraubt sind. *ee* ist Despretz' Signal électrique, *f* der Stromunterbrecher und *g* die Batterie. Vgl. S. 29.

Fig. 6 zeigt von oben in natürlicher Grösse die Pfeiler *aa'*, *bb'* (Taf. 1—3) und das Gewicht II, Taf. 4, Fig. 4. *cc* die Saiten *kk* (Taf. 1) im Durchschnitt.

Fig. 7 zeigt die Versuchsanordnung bei Nervendehnung. *a* der Muskel. *b* der Nerv, *c* das Rückenmark, *d* unter den Nerv gelegte Glasscheiben, *e* die Wagschaale.

Taf. 5.

Fig. 1. Die Versuchsresultate bei Bestimmung der Fallzeit. Siehe S. 30.

Fig. 2. Die Abnahme der Muskelzuckungen bei übermaximalen Reizen. Siehe S. 34.

Fig. 3. Erholung des Nervs nach längere Zeit hindurch fortgesetzte Reizung. Siehe S. 36.

Fig. 4. Wiederholte Nervenreizungen, um die Ausdauer des Nervs zu zeigen. Siehe S. 37, Versuch 45.

Fig. 5. Einfluss der Dehnung. Siehe S. 42, Versuch *b*. 70.

Fig. 6. Ebenso. Siehe S. 42, Versuch *b*. 71.

Fig. 7. Die Irritabilität an verschiedenen Stellen des Nervs. Siehe S. 54, Versuch 65.

Fig. 8. Die Irritabilität an verschiedenen Stellen des Nervs. Siehe S. 54, Versuch 67 *a*.

In Figg. 7 u. 8 bedeuten die Abskissen die Abstände der gereizten Stellen vom Muskel, die Ordinaten die Höhen der Muskelzuckungen, 5 mal vergrössert.

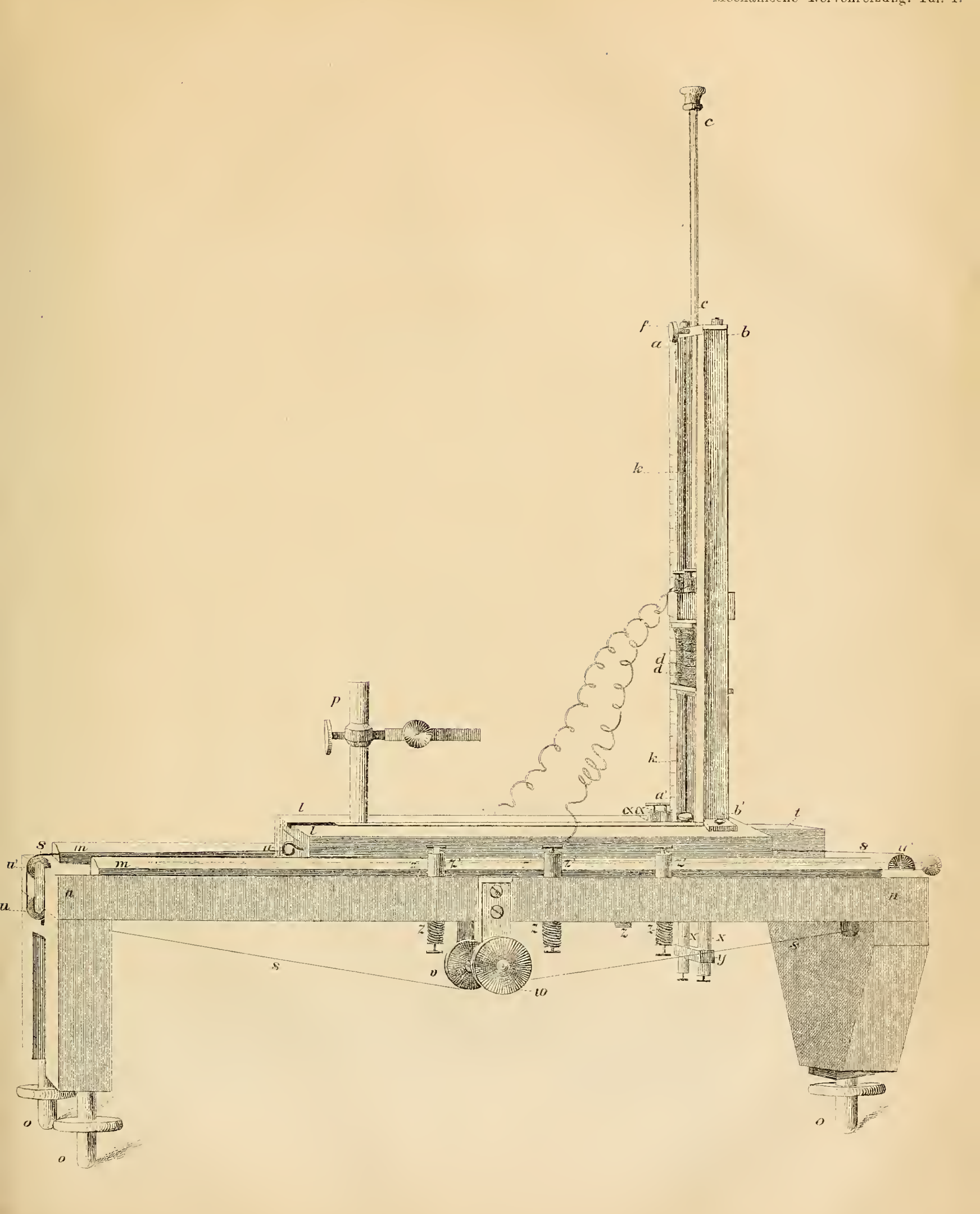
Taf. 6.

Alle Figuren zeigen hier das Verhalten der Muskelzuckungen nach der verschiedenen Stärke des Reizes.

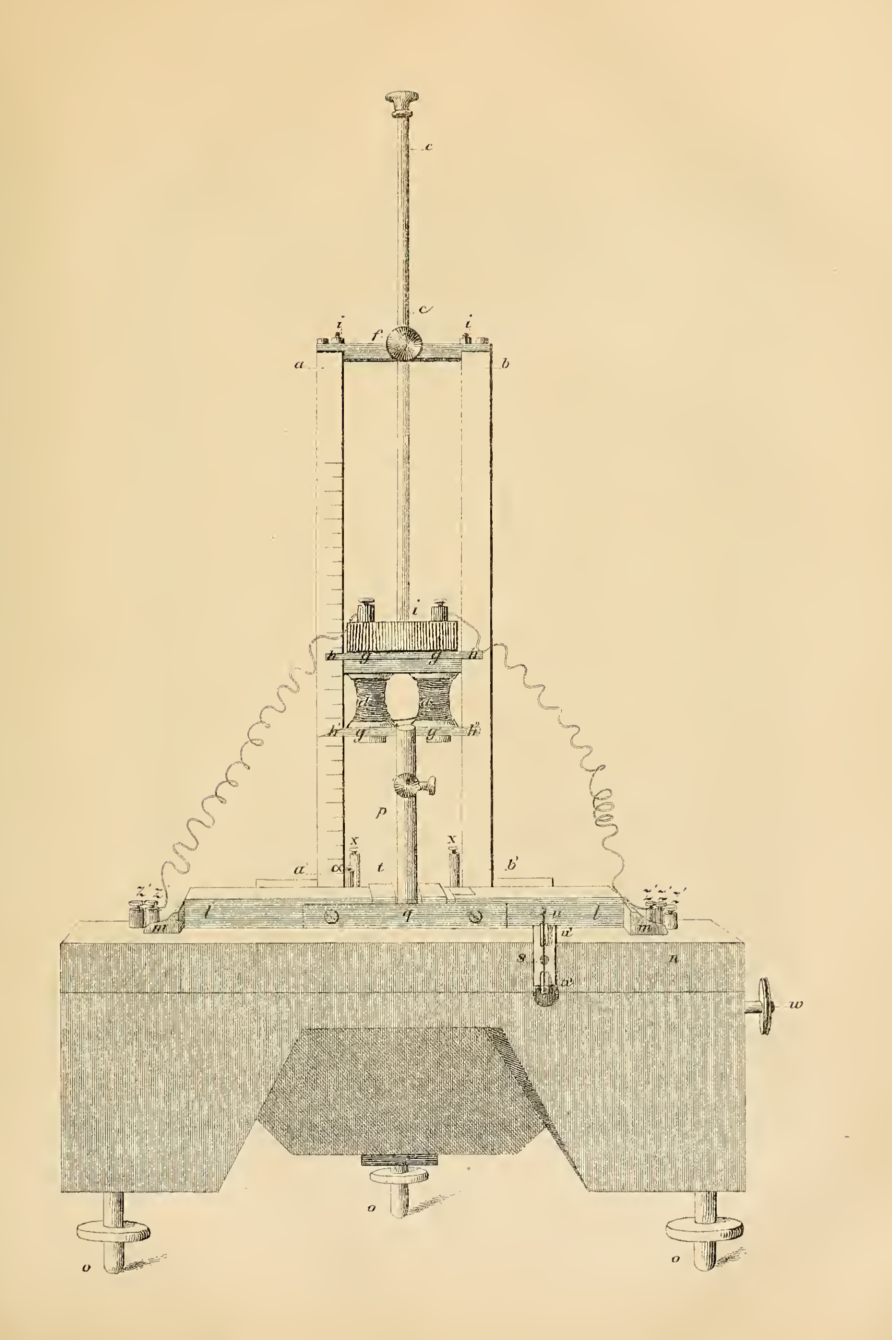
Fig. 1. Siehe S. 72.
Fig. 2. Siehe S. 72, Versuch 9,1.
Fig. 3. Siehe S. 72, Versuch 9,2.
Fig. 4. Siehe S. 73, Versuch 13.
Fig. 5. Siehe S. 73, Versuch 15.
Fig. 6. Siehe S. 74, Versuch 18.
Fig. 7. Siehe S. 74, Versuch 19.
Fig. 8. Siehe S. 74, Versuch 21.
Fig. 9. Siehe S. 76, Versuch 36.
Fig. 10. Siehe S. 80, Versuch *b*. 14.

Inhaltsverzeichniss.

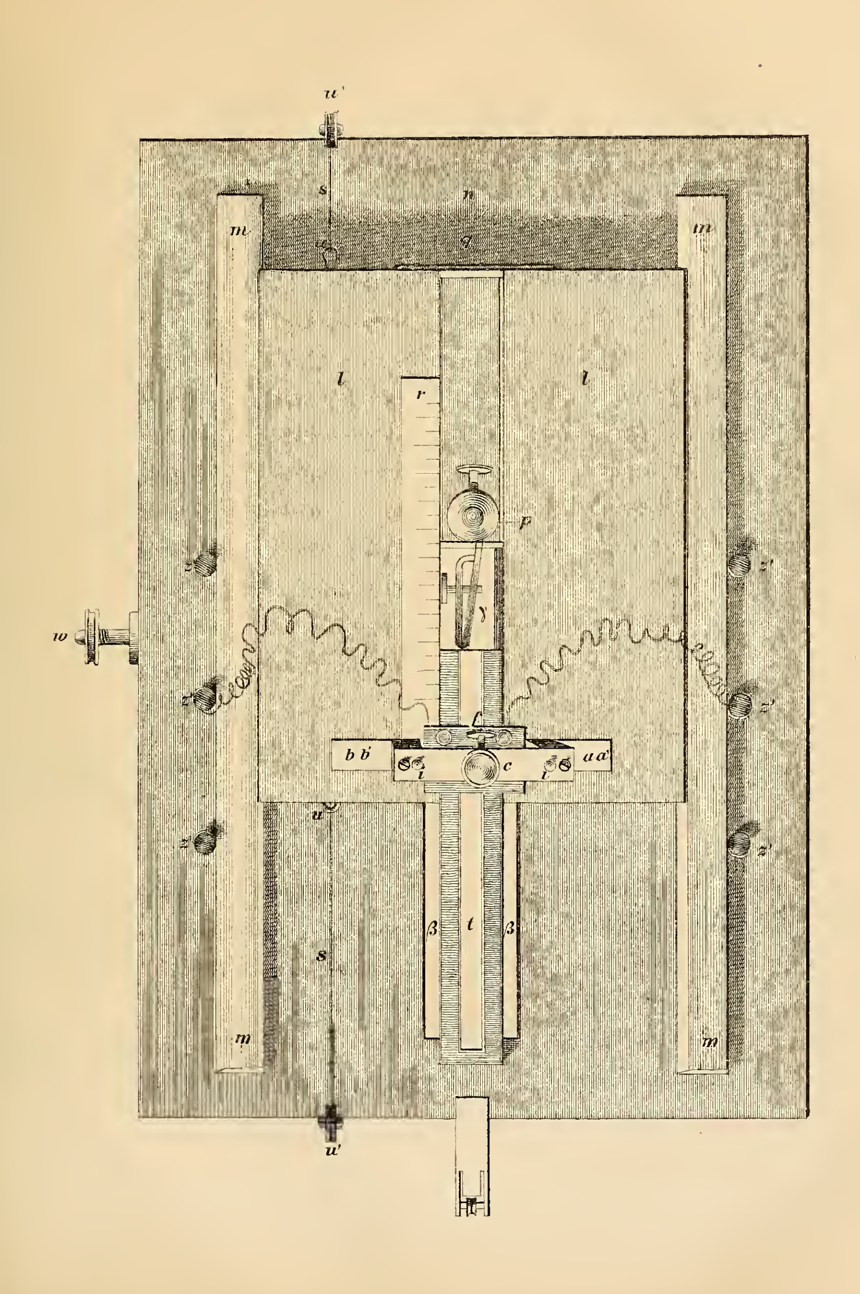
S.
Vorwort . . . . 5.
Erklärung der Abkürzungen . . . . 7.
Einleitung . . . . 9.
Erstes Kapitel . . . . 12.
Geschichte.
Zweites Kapitel . . . . 22.
Die Versuchsmethode.
Drittes Kapitel . . . . 32.
Von der Ausdauer der Nerven bei Reizung vermittelst mechanische Reize. Ermüdung und Erholung.
Viertes Kapitel . . . . 50.
Die Irritabilität eines und desselben Nervs an verschiedenen Stellen.
Fünftes Kapitel . . . . 61.
Die Abhängigkeit der Muskelzuckung von der Intensität des mechanischen Reizes.
Sechstes Kapitel . . . . 82.
Das quantitative Verhältniss zwischen dem Reize und der Arbeit des Muskels.
Erklärung der Abbildungen . . . . 89.


c
c
f
a
b
k
d
d
k
a'
αα
b'
p
l
l
t
s
m
u
m
s
u'
u'
u
n
n
z
z
z
z
z
z
x
x
y
s
s
v
w
o
o
o








u'
s
n
m
q
m
l
l
r
p
γ
w
b b'
i
c
i'
a a'
u
β
t
β
s
m
m
u'



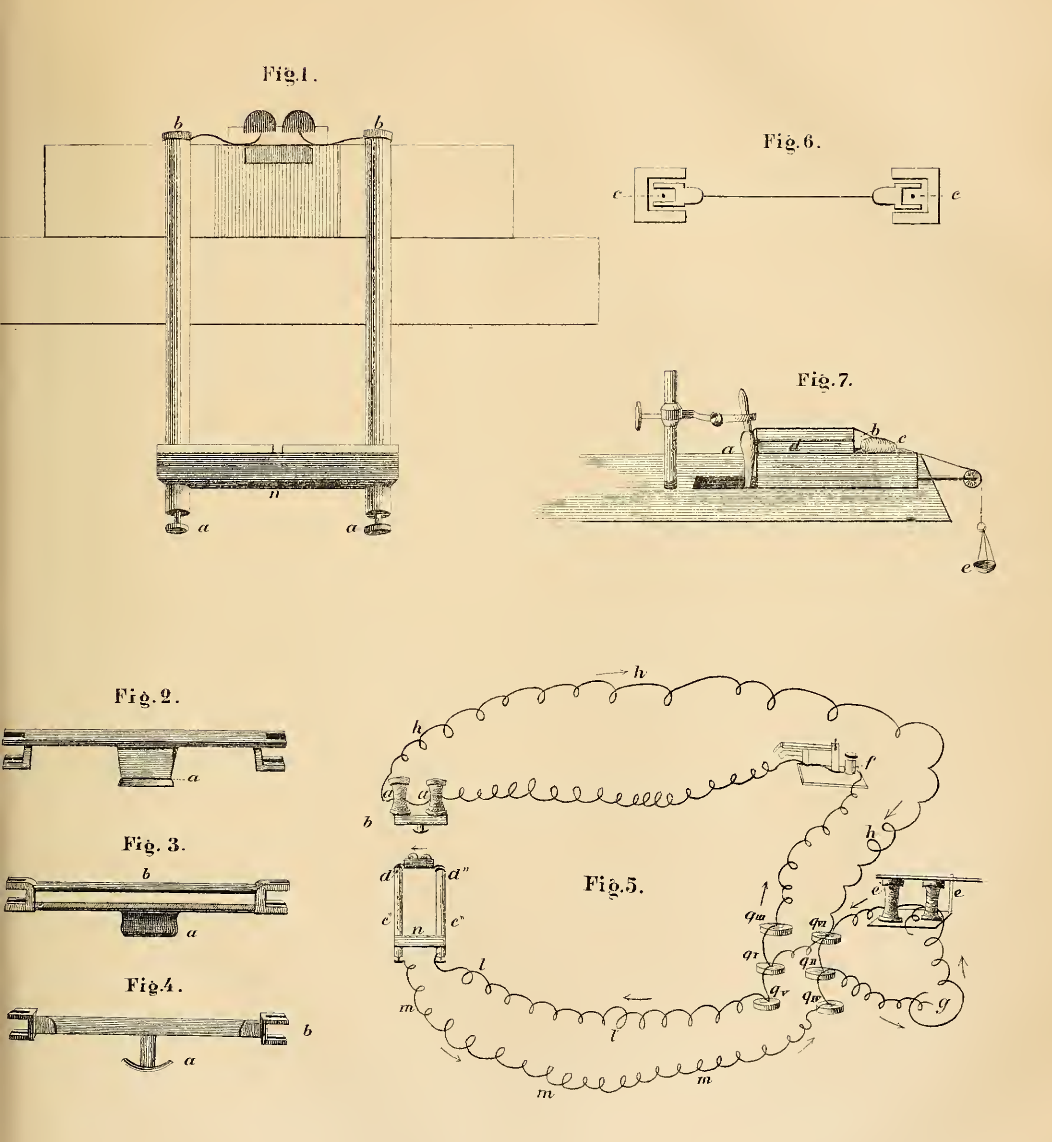

Fig.1.
b
b
n
a
a
Fig.6.
c
c
Fig.7.
a
b
c
d
e
Fig.2.
a
Fig. 3.
b
a
Fig.4.
b
a
Fig.5.
h
h
h
a
a
b
f
d'
d"
c'
c"
n
l
l
m
m
m
e
e
g



Fig. 1.

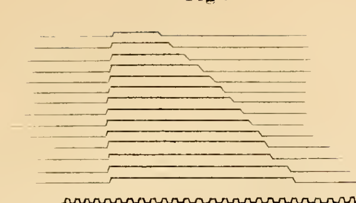


Fig. 2.

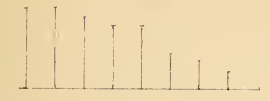


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



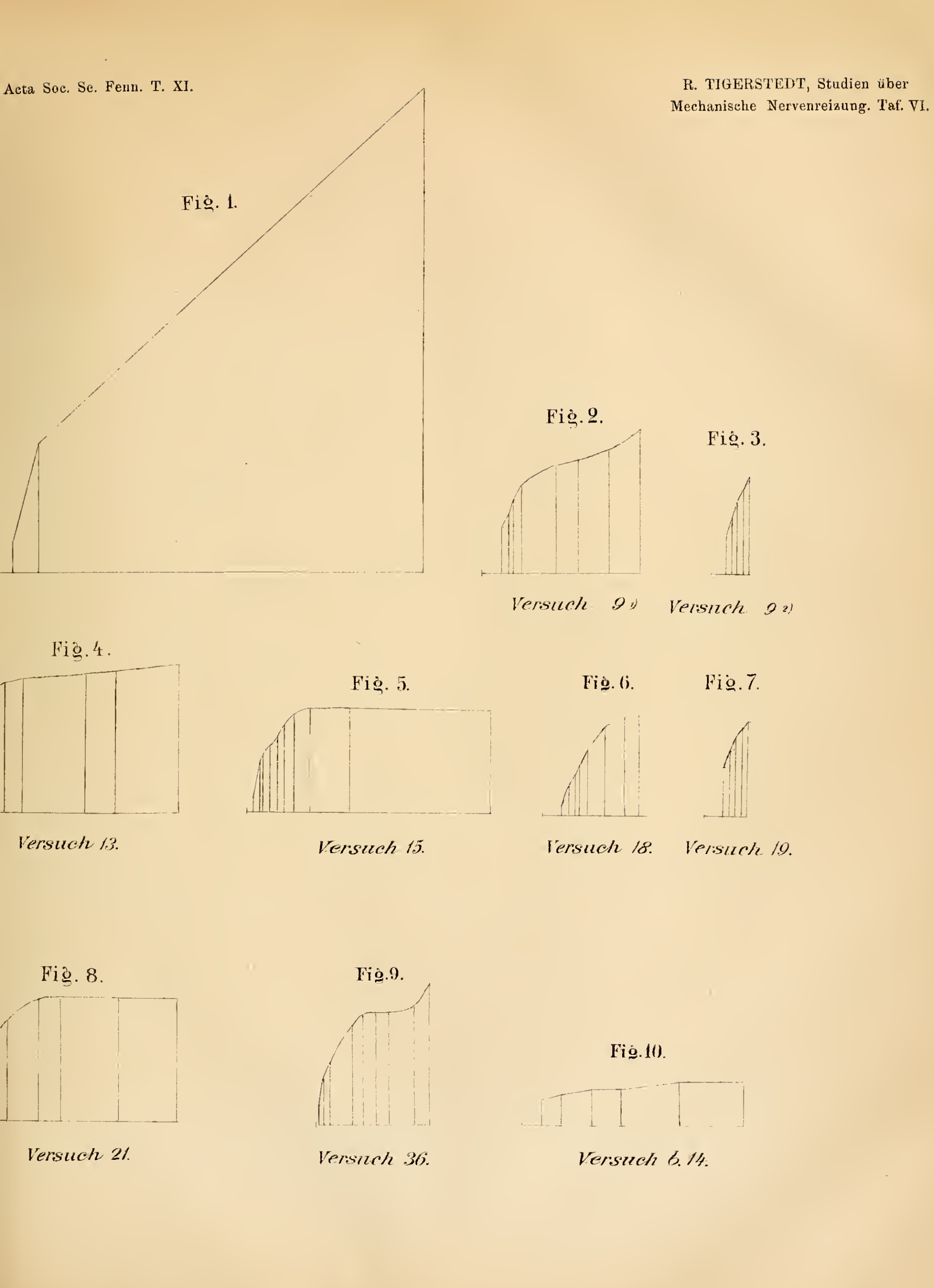
Fig. 7.



Fig. 8.






Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Versuch 9 1)
Versuch 9 2)
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Versuch 13.
Versuch 15.
Versuch 18.
Versuch 19.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Versuch 21.
Versuch 36.
Versuch 6. 14.













